

Morphologie, Ökologie und Zonierung von Korallenriffen bei Aqaba, (Golf von Aqaba, Rotes Meer)*

H. MERGNER & H. SCHUHMACHER

*Ruhr-Universität Bochum, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie;
Bochum, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: Morphology, ecology and zonation of coral reefs at Aqaba (Gulf of Aqaba, Red Sea). The coral reefs of the Gulf of Aqaba are among the most northern ones of the world. This study, the first concerning the east coast of this topographically and hydrographically peculiar sea, considers relationships of biophysiological and structural reef zones to fundamental abiotic environmental factors. An introduction to paleogeography, geology, petrography, topography, climate and hydrography is followed by terminological definitions used to describe the different reef areas. The investigations were carried out on two transects crossing fringing reefs of different shape. Each transect was 20 m wide and run from the shore over nearly 200 m to the fore reef in about 30 m depth. One reef, a "coastal-fringing reef", represents an unaltered straight reef flat from shore to the reef edge 60 m away; two large pinnacles reach the surface some 125 m off the shore. The other reef, a "lagoon-fringing reef", is divided into a 100 m wide lagoon of 0.5–2.3 m depth and a reef crest separated from the former by a rear reef. The reef platform of the lagoon-fringing reef is cut by a system of channels and tunnels; the reef edge is about 135 m off shore. Such water depth, substrate, temperature, illumination and water movement were recorded, about 200 common or dominant species (plants and animals) were collected, their distribution plotted and, together with other data and structural items, charted. Indicator species characterize the biophysiological zones. Their variation as well as that of the structural and substrate zones depend on different zones of water movement. This basic factor also controls other ecological parameters such as food and oxygen supply as well as temperature and salinity gradients between fore reef and shore. From this point of view the ecological requirements of some indicator and other species and conversely the ecological settings of different reef areas are discussed. The different shapes of both reefs are explained on the basis of a "reef development cycle" – a hypothesis applicable to fringing reefs at unchanging sea level and based on the fact that only a small surf-influenced area of "living reef" is able to compensate for reef destruction: While a young coastal fringing reef is growing outwards, its back reef is gradually altered to a reef lagoon by erosion. After stillstand of seaward expansion the reef crest, too, is cut by a channel system eroded by rip currents. This stage is represented by the lagoon-fringing reef. Isolated pinnacles remain as remnants of the former reef crest; young coastal-fringing reefs develop from the shore. This stage is exemplified by the first reef studied. Extension, growth intensity, dominant frame building corals, and the number of species of the Aqaba reefs are compared with those of Eilat and with reefs of the middle Red Sea, South India, Southwest-Pacific and Jamaica.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Korallenriffe gehören zu den dichtest besiedelten Lebensräumen mit einer beeindruckenden Individuen- und Artenfülle, die sich aus Vertretern der unterschiedlichsten Tier- und Algengruppen zusammensetzt. Das erschwert zunächst eine Analyse der ökologischen Gesetzmäßigkeiten, denen die Bewohner des Rifffes unterworfen sind, nämlich des vielschichtigen und komplizierten Gefüges aus Abhängigkeiten von abiotischen Faktoren sowie der verschiedenen autoökologischen und synökologischen Beziehungen. Jedoch bilden Korallenriffe zwischen Ufer und dem offenen Meer zugekehrten Rifffkante keine strukturelle und biologische Einheit. Sie zeigen vielmehr in beiderlei Hinsicht deutlich unterscheidbare Teilbereiche, an denen die Analysen zunächst ansetzen müssen und deren Zusammenschau erst das Ökosystem Korallenriff verständlich werden läßt. Ein wichtiger Bestandteil jeder ökologischen Gesamtdarstellung eines Korallenriffes muß daher die Aufklärung seiner strukturellen, hydrographischen und biophysographischen Zonenbildung sein.

Unter „biophysographischen Zonen“ werden in der deskriptiven Rifffökologie lokal umschriebene Flächen lebender Besiedlung verstanden, die gegenüber anderen durch optisches oder quantitatives Überwiegen einer oder mehrerer Leitarten namentlich charakterisiert werden können. Ihre Definition zielt damit auf die Möglichkeit, eine Zone durch typische Besiedler und nicht so sehr durch ihre strukturellen Eigenschaften zu kennzeichnen. Daher ist z. B. eine Seegrasswiese – biophysographisch umschrieben – als *Thalassia*- oder *Halodule*-Gemeinschaft einzustufen; in der Uniformität ihres Bewuchses kann sie aber durchaus eine typische strukturelle Zone darstellen. Der Terminus „biophysographisch“ soll dabei vor allem gegen den in Naturbeschreibungen der Erdwissenschaften früher häufig gebrauchten Ausdruck „physiographisch“ abgrenzen. Biophysographische Zonen sind horizontal hintereinander oder vertikal übereinander angeordnet.

Die unterschiedliche Ausbildung der einzelnen Rifffbereiche fiel schon DARWIN (1842) auf; und bereits KLUNZINGER (1872) charakterisierte an Hand von Leitarten bestimmte „Zonen“ in den Rifff von Kosseir am Roten Meer, wie etwa eine „*Stylophora*-Zone“, deren Berechtigung noch heute anerkannt werden muß. Unabhängig von seinen hervorragenden, aber viel zu wenig bekannten Beobachtungen griffen in neuerer Zeit WELLS (1954) den Begriff „Zone“ und vorher UMBGROVE (1940) den gleichermaßen zu deutenden Ausdruck „Facies“ wieder auf. Seither sind eine Anzahl faunistischer Bestandsaufnahmen und biophysographischer Zonierungen von verschiedenen Rifffgebieten der drei Ozeane veröffentlicht worden.

Rifffökologische Untersuchungen im Pazifik haben u. a. EDMONDSON (1928) auf Hawaii, CATALA (1950) auf Koralleninseln des Südpazifik, WELLS (1954) auf Bikini, MORTON und CHALLIS (1969) auf den Salomonen und MERGNER (in Vorbereitung) auf Funafuti und den Fiji-Inseln vorgenommen. Aus dem Bereich des Indischen Ozeans sind vor allem die Arbeiten von PICHON (1964) und VASSEUR (1964) auf Tuléar, KLAUSEWITZ (1967) und MERGNER (1967) am mittleren Roten Meer, LOYA & SLOBODKIN (1971) und MERGNER (1971) bei Eilat, MERGNER & SCHEER (1974) in Südindien und Ceylon sowie PICHON (1967) auf Mauritius zu nennen. Im Atlantik wurden dagegen nur karibische Rifffgebiete zonierte, und zwar Rifff vor den Küsten Jamaikas von ZANS

(1958), GOREAU (1959) und MERGNER (1972) sowie vor Kuba von KÜHLMANN (1970, 1971) und auf den Bahamas von STORR (1964). Weitere riffökologische Untersuchungen enthält die Zusammenstellung von STODDART (1969).

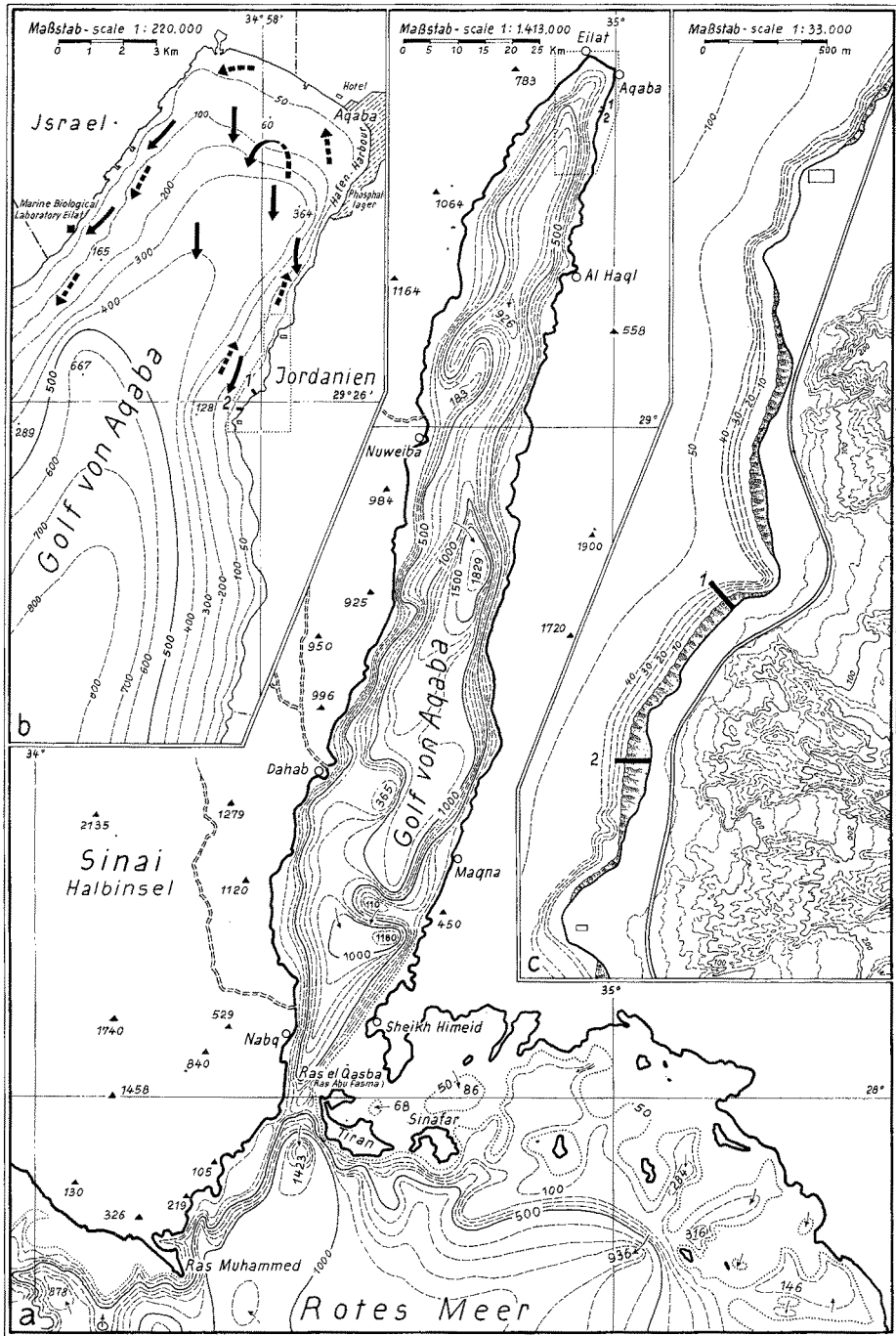
Bei der Vielfalt unterschiedlicher Riffausbildungen lassen sich jedoch Beobachtungen und Ergebnisse aus einem bestimmten Riffgebiet nicht ohne weiteres auf ein anderes übertragen. Vor allem werden Vergleiche dadurch erschwert, daß – von wenigen der vorgenannten Arbeiten abgesehen – Strukturen und Besiedlung der untersuchten Zonen nur vereinzelt und oft unzureichend in Beziehung zu den sie verursachenden abiotischen Faktoren gesetzt wurden. Daher erlaubt erst eine integrierte Bestandsaufnahme der physikalisch-ökologischen Faktoren wie auch der von ihnen abhängigen Besiedlung durch spezifisch zusammengesetzte Biozönosen den Vergleich zwischen den ökologischen Aspekten verschiedener Riffabschnitte. Für eine derartige Bestandsaufnahme bieten sich methodisch zwei Wege an, das gezielte Experiment mit autökologischer Fragestellung und die synökologisch orientierte Beobachtung der zahlreichen Lebensprozesse, die in einem ausgewählten Riffabschnitt selbst noch innerhalb eng umschriebener Untersuchungsareale (Testquadrate) ablaufen. Dabei können „Indikatorarten“ eine wichtige Rolle spielen.

Als solche werden Arten bezeichnet, die auf die Verbesserung ihrer Lebensbedingungen durch stärkere Vermehrung, dichtere Besiedlung und weiteres Ausbreiten reagieren, auf eine Verschlechterung dagegen durch Rückgang der Individuenzahlen, schwächeren Wuchs oder gar allmähliches Verschwinden aus ihrem Lebensraum. Der Grad ihrer Abhängigkeit von bestimmten Einzelfaktoren oder Faktorenkombinationen bestimmt also den Stellenwert ihrer Indikatorfunktion. Geeignet sind vor allem sessile oder ortstreue mobile Arten.

Erste Experimente zur Reaktion sessiler Riffbewohner auf einzelne abiotische Umweltfaktoren wie Licht und Wasserbewegung sowie Beobachtungen interspezifischer Abhängigkeiten wurden bereits an künstlichen Riffmodellen bei Eilat durchgeführt (SCHUHMACHER 1973, a, b, c, d, 1974 a). Sie sollen zu gegebener Zeit auf andere Modellabschnitte erweitert werden. Der synökologische Aspekt der oben umrissenen Fragestellung sollte dagegen an den Korallenriffen der jordanischen Seite des Golfes von Aqaba in Angriff genommen werden.

Bei der Wahl dieses Untersuchungsgebietes (Abb. 1) waren mehrere Gesichtspunkte bestimmend: Zum einen ist die Ostküste des Golfes überhaupt noch nicht wissenschaftlich bearbeitet worden, während von seiner Sinaiküste seit Begründung der meeresbiologischen Station Eilat immerhin schon einige Untersuchungen riffökologischen Inhaltes vorliegen (SAFRIEL & LIPKIN 1964, FISHELSON 1970, 1971, 1973 a, LOYA & SLOBODKIN 1971, MERGNER 1971). Zum anderen erscheint ein Einblick in vom Menschen noch unbeeinflusste Riffe im Nordteil des Golfes auch deshalb wünschenswert,

Abb. 1: Übersichtskarte des Golfes von Aqaba mit Untersuchungsgebieten: 1 = Ufersaumriff, 2 = Lagunensaumriff. (a) Golf von Aqaba mit Tiefenlinien nach Angaben von M. PFANNENSTIEL, 1964; der punktumrandete Abschnitt am Nordende ist unter b) vergrößert wiedergegeben. (b) Nordende des Golfes von Aqaba mit Tiefenlinien und Angaben zum Strömungsverlauf; durchgezogene Pfeile = windunterworfenen, meist 5 bis 10 m tief reichenden Oberflächenströmungen; unterbrochene Pfeile = Tiefenströmungen; der punktumrandete Abschnitt um das engere Untersuchungsgebiet ist unter c) vergrößert wiedergegeben. (c) Lage der untersuchten Riffabschnitte mit Höhen- und Tiefenlinien sowie Verlauf der Saumriffe



weil die der Station von Eilat unmittelbar benachbarten Riffe durch den Phosphat- und Ölumschlag im Hafen von Eilat zunehmend eutrophiert bzw. geschädigt werden (FISHELSON 1973 b). Schließlich werden gewisse Zusammenhänge in der Besiedlung der Riffe beider Küsten vermutet, die sich möglicherweise auf den Einfluß bestimmter Strömungsrichtungen im Golf zurückführen lassen (vgl. auch p. 250 f. sowie Abb. 1b und 2).

Die vorliegende Untersuchung ist als erste einer Reihe zunehmend spezialisierter Arbeiten gedacht und soll zunächst in die strukturellen und biophysiographischen Verhältnisse der Korallenriffe am nördlichen Ostufer des Golfes von Aqaba einführen. Da vom jordanischen Küstenabschnitt bisher weder eine meeresbiologisch orientierte Untersuchung noch irgendwelche Angaben über die Naturverhältnisse veröffentlicht wurden, erscheint es zum besseren Verständnis zweckmäßig, kurze Abrisse der Paläogeographie, Geologie und Petrographie sowie der Topographie, des Klimas und der Hydrographie vorzuschicken.

NATURVERHÄLTNISSE DES GOLFES VON AQABA

Paläogeographie

Während das Mittelmeer als Überrest des seit dem Erdaltertum bestehenden Tethysmeeres einen sehr alten Wasserkörper von großer Kontinuität darstellt, bildete sich das benachbarte Rote Meer erst während der Erdneuzeit heraus. Im früheren Tertiär, an der Grenze vom Eozän zum Oligozän, senkte sich im Zuge der Entstehung des arabisch-ostafrikanischen Bruchgrabensystems auch das Rote Meer ein. Dabei erfolgte die Öffnung des sog. „Erythräischen Grabens“ von Norden nach Süden, so daß zunächst Tethyswasser bis etwa Kosseir einströmen konnte, während im zentralen Becken möglicherweise noch Süßwasserseen bestanden haben. Erst im oberen Miozän vertiefte sich der Graben entlang der Mittelrinne und erweiterte sich zu einem einheitlichen Binnensee, der vom Indischen Ozean durch den abessinischen Landriegel im Bereich der heutigen Straße von Bab el Mandeb getrennt blieb (GREGORY 1921, KRENKEL 1925). Im Nordteil, vor allem im Gebiet des heutigen Golfes von Suez und von Teilen Ägyptens, soll dagegen noch mehrfach Verbindung zur Tethys bestanden haben (TROMP 1950, GOHAR 1954). Durch Absinken der südlichen Schwelle im Oberpliozän gewann der Erythräische Graben schließlich seinen ersten Anschluß an den Indischen Ozean, während seine nördliche Verbindung zur Tethys durch epirogenetische Bewegungen im frühen Pleistozän endgültig unterbrochen wurde.

Der Bruchgraben des heutigen Golfes von Aqaba (Abb. 1a) stellt die südliche Fortsetzung des von Jordantal, Senke des Toten Meeres und Wadi el Araba gebildeten Grabens dar. Bestimmte Formationen des westlichen Grabenrandes bei Eilat haben ihr Pendant 100 km nördlich an der Ostflanke des zentralen Wadi el Araba. QUENNEL (1958, 1959), FREUND (1965) und GARFUNKEL (1970) schließen daraus, daß der westliche Palästina-Sinai-Block entlang einer dem Grabenbruch folgenden Verwerfung gegenüber dem östlichen arabischen Block um rund 100 km nach Süden verschoben wurde.

Nach PICARD (1943) entstand dieser Graben nicht vor der Wende vom Pliozän zum Pleistozän, nach GARFUNKEL (1970) mindestens schon im Eozän. Die heutige unterseeische Schwelle bei Tiran trennte zwar zunächst als Landbrücke den Golfgraben vom übrigen Roten Meer ab, aber im Pliozän reichte dieses nach Norden bis über das Tote Meer hinaus. Seine weiteste Ausdehnung erfolgte also zu einer Zeit, in der sich die Straße von Bab el Mandeb öffnete und die eindringenden Faunenelemente des Indischen Ozeans sich mit den noch vorhandenen des Tethysmeeres vermischen konnten.

Die schon erwähnten früh-pleistozänen Hebungsbewegungen im Bereich des Sinai und nördlich davon isolierten das Tote Meer vom Golf von Aqaba und das Rote Meer vom Mittelmeer (GOHAR 1954). Ob während der eiszeitlichen eustatischen Schwankungen des Meeresspiegels der Golf vom eigentlichen Roten Meer noch einmal abgetrennt wurde, ist umstritten: SEWELL (1948) ist der Meinung, daß die mit dem Wasserentzug verbundenen Pegeldepressionen zu einer erneuten zeitweisen Isolierung des Roten Meeres durch Trockenfallen der südlichen Verbindung zum Indischen Ozean und zu einer nochmaligen Abschnürung des Golfes von Aqaba durch die Schwelle von Tiran führten. Dabei seien beide durch Aussalzung zu einer Reihe kleiner hypersaliner Seen geschrumpft und die in ihnen lebende mediterran-indopazifische Mischfauna ausgestorben. Da Rotes Meer und Golf von Aqaba heute aber eine rein indopazifische Fauna aufweisen, kann diese erst postglazial eingewandert sein (KLAUSEWITZ 1964). Dies würde SEWELLS Ansicht unterstützen. GOHAR (1954) hält dem jedoch entgegen, daß sich fossile Riffe aus jenem Erdzeitalter heute weit über dem Meeresspiegel befinden.

Tatsächlich werden *gehobene Riffe* auf beiden Seiten des Golfes festgestellt: Schon WALTHER (1888) fand sie bei Sharm esh Sheikh und FRIEDMAN (1966, 1968) bei Eilat, wo er eine „fossile shoreline“ beschreibt. Wir selbst sahen auf dem Ostufer südlich Aqaba und einen Kilometer nördlich der saudi-arabischen Grenze in etwa 30 m Höhe über dem Meeresspiegel fossile Riffe mit marinen Feinsedimenten und in diesen zahlreiche große und gut erhaltene Schalen von *Tridacna* und anderen Mollusken eindeutig indopazifischer Zugehörigkeit.

Das schließt freilich eine postglaziale Besiedlung des Golfes von Aqaba durch die indopazifischen Faunenelemente und die spätere Heraushebung der Riffe auf ihr heutiges Niveau nicht aus, zumal sich das Land im Bereich des nördlichen Roten Meeres nachweislich noch in erdgeschichtlich jüngster Zeit gehoben hat: Nach BOURDON (1925, zitiert bei KLAUSEWITZ 1964) reichte nämlich der Golf von Suez noch in historischer Zeit bis zu den Bitterseen.

Geologie und Petrographie

Das Gebiet um den Golf von Aqaba gehört zum nördlichen Teil des präkambrischen arabisch-nubischen Schildes (GARFUNKEL 1970). Seine Ränder werden von herausgehobenen Gebirgen gebildet, deren gewachsene plutonische Felsen von überwiegend ost-westlich streichenden Verwerfungen und kleineren, zu diesen senkrecht verlaufenden Brüchen durchzogen sind. Entlang dieses sich immer wieder kreuzenden Spaltensystems sind Effusivgesteine ausgetreten, die als dunkle Bänder auf den kahlen braunen

und rötlichen Bergen erscheinen. Da sie der Erosion durch die sporadischen, aber heftigen Regengüsse und die ständigen, sandführenden Wüstenwinde besser widerstehen als das umgebende grobkristalline Material, überragen sie dieses oft als Wulste und Rippen. Auf dem alten Rumpfmateriale haben sich seit dem Paläozoikum Sedimente abgelagert, die wie auch spätere vulkanische Niederschläge teilweise wieder abgetragen wurden (GARFUNKEL 1970). Vor allem am Austritt der Wadis aus den Bergen und ihrer Einmündung in den Golf finden sich größere Massen von Erosionsschutt, oft als deltaförmige Ausbuchtungen der Küstenlinie und in Ufernähe meist mit marinen Sedimenten vermischt. Diese alluvialen Schuttfächer bilden in den Golf hinein vorkragende Schelfsockel wie etwa bei Nuweiba, Dahab und El Gharqana auf der Sinaiseite und in deutlich geringerem Ausmaß auf der arabischen Seite.

Unter den unmittelbar in Ufernähe anstehenden Gesteinen und den als Erosionsschutt von den Bergen zum Strand transportierten Geröllen lassen sich prinzipiell zwei größere Gruppen unterscheiden*: Die erste umfaßt Normal- bis Alkaligranite mit ihrem Gangfolge und basischen Schollen. Die Normalgranite sind mittel- bis grobkörnig mit einem Quarzgehalt von über 30 Vol. % und bei zunehmender Korngröße mit abnehmenden dunklen Komponenten (nämlich von 15 bis 5 Vol. %), vor allem Biotit. Außerdem tendieren die grobkörnigen Varietäten infolge ihres wesentlich höheren Anteiles an Kalifeldspat zum Alkaligranit. Zur hellen Gangfolge dieser Granite gehören feinkörnige, biotitarml Aplitgranite bis hin zu dichten, biotitfreien Granitapliten. Letztere zeigen teilweise Einsprenglinge hydrothermal gebildeter Trümmer aus Epidot und Quarz, teilweise bilden sie porphyrische Varietäten. Der dunklen Gangfolge muß dagegen ein dichter, schwach porphyrischer Spessartit zugerechnet werden, ein Lamprophyr mit den Hauptkomponenten Hornblende und Plagioklas. Unverdaute basische, dunkle Fremdschollen dieser Granite (oder selbständige basische Intrusivkörper) variieren zwischen mittelkörnigem Hornblende-Biotit-Quarzdiorit bis -Granodiorit und feinkörnigem, quarzführendem Hornblende-Diorit.

Die zweite Gruppe der Geröllproben besteht aus Effusivgesteinen von saurem, SiO_2 -reichem bis basischem, SiO_2 -armem Chemismus. Unter ihnen bildet der Rhyolith das Ergußäquivalent des Granits. Er zeigt teils Fluidaltextur, die aber eine Entstehung als Ignimbrit offen läßt, und sphärolithische Entglasung, teils porphyrische Ausbildung mit verschiedenartigen Einsprenglingen in der primär glasigen Grundmasse. Dacit ist als porphyrisches Gestein mit Einsprenglingen von Plagioklas und titanreichem Biotit in der dichten Grundmasse vertreten, Andesit ebenfalls porphyrisch mit sehr großen Einsprenglingen aus primärem Plagioklas und dunklen Mineralien; beide kommen nur noch als feinstkörnige Aggregat-Pseudomorphosen vor. Als das SiO_2 -ärmste Gestein vulkanischer Herkunft unter den Proben erweist sich der Basalt mit drei Varietäten eines normalen Plagioklas-Basaltes ohne Olivin, nämlich einer hellen doleritischen, einer porphyrischen mit großen Plagioklas-Einsprenglingen und einer dichten.

* Die Bestimmung der von uns gesammelten Gerölle und ihre ausführliche, von uns gekürzte Beschreibung verdanken wir Herrn Dr. H. D. TROCHIM, Mineralogisches Institut der Ruhr-Universität Bochum. Die Original-Gesteinsproben befinden sich je zur Hälfte im Mineralogischen Institut und im Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Ruhr-Universität Bochum.

Alle diese Gerölle (und möglicherweise noch andere) finden sich entlang der Nordostküste des Golfes von Aqaba in örtlich wechselnder Zusammenstellung am Strand frei liegend, in das ufernahe Riffdach eingeschwemmt oder mit Strandfels zu einem mehr oder weniger grobkörnigen Konglomerat verbacken. *S t r a n d f e l s* (beach rock) bedeckt auf weiten Strecken zu beiden Seiten des Golfes als oft mehrfach übereinander geschichtete Platten unterschiedlicher Ausdehnung Teile des Eulitorals. Er markiert nach WEYL (1965, 1969) häufig alte Strandlinien früherer Küstenverläufe, wie dies auch FRIEDMAN (1966) von Eilat beschreibt.

Er kann teils als weicher, feinkörniger Kalksandstein ausgebildet sein, teils als Konglomerat aus den oben bezeichneten Strandgeröllen. Daneben enthält er aber auch Muschelschalen, Korallenbruchstücke, Foraminiferen-Gehäuse und nicht selten schon „Zivilisationsfossilien“, wie Flaschen, Blechdosen, Nägel u. a. Das deutet auf eine rasche Verfestigung der Gemengeteile hin, die nach RUSSEL (1962, zitiert bei WEYL 1969) durch Kalkfällung aus dem Küstengrundwasser und Erhärtung nach Freilegung in der Luft vor sich geht. Nirgendwo in der Umgebung von Aqaba fand sich Strandfels nur aus fossilem Korallenmaterial aufgebaut, wie dies KLAUSEWITZ (1967) annimmt. Immer waren alle vorhandenen festen Gemengeteile der jeweiligen Strandregion, in erster Linie aber Gerölle der unterschiedlichsten Durchmesser, beteiligt.

Infolge seiner geringen Widerstandskraft gegen die Brandungserosion ist Strandfels schon vom Zeitpunkt seiner Verfestigung an dem steten Wechsel von Abbau und Neubildung unterworfen. Daher sind seine Platten fast immer an der Oberfläche „ausgeapert“ und je nach dem Grad der Zerschlagung von feinen Rissen und tiefen Kanälchen durchzogen, von Löchern und Kesseln durchsetzt oder sogar weitgehend zerstört. Alle diese beim Abbau entstehenden Strukturen und Formen eignen sich aber wiederum als Siedlungsflächen oder Versteckplätze für eine sehr charakteristische Fauna und Flora der Gezeitenzone.

Topographie

Der Golf von Aqaba (Abb. 1a) wiederholt in besonders ausgeprägter Weise die einzigartigen Verhältnisse, die das Rote Meer vor anderen Meeren auszeichnen (vgl. hierzu MERGNER 1967) und die sich nur aus seiner paläogeographischen Geschichte erklären lassen. Als Grabenbruch entstanden, ist der Golf nahezu 180 km lang, aber durchschnittlich nur 20 km breit. Die breiteste Stelle zwischen den beiden von NNO nach SSW annähernd parallel verlaufenden Küstenlinien liegt mit fast 29 km dicht nördlich Dahab (PETROWITZ 1962). Dieser schmale Meeresarm wird von schroffen Gebirgen begleitet, die schon in Küstennähe häufig über 1000 m Höhe erreichen und sich unter Wasser mit steilen Böschungen fortsetzen (Abb. 2). Sie bilden hier eine zum Teil senkrechte Verwerfungsfläche, entlang der sich nach SCHICK (1958) der heutige Grabenboden abgesenkt hat. Seine Tiefe liegt fast auf der ganzen Länge des Golfes unter 800 m und im Mittelabschnitt sogar meist bei 1200–1500 m (Abb. 1a). Die tiefste Stelle dieser Senke wurde im Jahre 1935 von der „Mabahith“ mit 1830 m ausgelotet (BADR & CROSSLAND 1939). Dicht nördlich von Nuweiba reicht eine untermeerische Schwelle bis etwa 550 m, im Extrem sogar bis 183 m unter die Wasseroberfläche und teilt den Golf

in ein nördliches Drittel und südliche Zweidrittel. Weitere Schwellen ragen von Dahab ostwärts und von südlich Maqna westwärts in den Golf*.

Am etwa 5 km breiten Nordende (Abb. 1b) leitet ein flacher Sandstrand in den halbwüstenartigen Bruchgraben des Wadi el Araba zwischen Golf und Totem Meer über. Ihm ist der einzige ausgedehntere Schelfsockelabschnitt von ungefähr zwei Kilometer Breite vorgelagert. Von dieser mit Sandschlamm bedeckten Fläche und den Schuttdeltas der Wadmündungen abgesehen, folgen fast überall schmale Saumriffe der Küstenlinie. Ähnlich dem Roten Meer besitzt auch der Golf von Aqaba nur einen schmalen, durch eingelagerte Inseln unterteilten und durch vorgelagerte Riffe noch weiter eingeeengten Südausgang (Abb. 1a). Die Straße von Tiran zwischen der gleichnamigen Insel und der Sinaiküste als die bedeutendere Verbindung zum Hauptbecken ist nur 5,5 km breit und 250 m tief, nach NEUMANN & MCGILL (1962) sogar nur 170 m. Die fast 7,5 km breite Meerenge zwischen Tiran und dem Kap Ras el Qasba (Ras Abu Fasma) des arabischen Festlandes ist dagegen nahezu völlig von Korallenriffen zugesetzt. Sie ist daher bei einer Tiefe von meist weniger als 20 m für die Schifffahrt und den Wasseraustausch zwischen Golf und Rotem Meer nur von untergeordneter Bedeutung.

Insgesamt stellt sich also der Golf von Aqaba als tiefer, weitgehend isolierter Trog dar, der im Norden mit einem flachen Schelfsockel und im Süden mit einer untermeerischen Schwelle endet, die gegen das Rote Meer hin sofort auf 1423 m Tiefe abfällt. Das Verhältnis von Breite zu Tiefe ist mit 16 bis 13 : 1, im Extrem 11 : 1, nahezu einzigartig im Weltmeer (GREGORY 1921, POR & LERNER-SEGGEV 1966) und wird lediglich von einigen Fjorden unterboten: So weist der fast gleich lange, aber nur 3–5 km breite Sognefjord bei einer Tiefe von meist unter 1200 m ein Verhältnis von 4 : 1 auf.

Bis zum Jahr 1965 beschränkte sich der jordanische Anteil (Abb. 1b) an der Golfküste auf einen Streifen von nur 11 km Länge. Im Zusammenhang mit dem Ausbau des Hafens von Aqaba wurde die Grenze jedoch um weitere 14 km nach Süden verschoben und verläuft jetzt 6 km nördlich von Haql in Saudi-Arabien. Der flachgeneigte Boden des Nordstrandes ist korallenfrei. In Ufernähe fanden sich im Frühjahr 1972 bis zu 8 m Tiefe dichte Bestände von *Sargassum dentifolium* und *Enteromorpha clathrata* sowie 500 m vor dem Ufer in etwa 40 m Tiefe ein schütterer Bewuchs von *Halophila stipulacea*. Dazwischen wurden größere Ansammlungen von *Cassiopeia andromeda* beobachtet.

Mit Ausnahme dieses Nordstrandes und eines auf ungefähr 2 km Länge ausgebagerten Streifens vor dem für 50 000-t-Schiffe ausgebauten Hafen finden sich entlang der Küste fast überall Korallenriffe. Selbst in der äußersten Nordostecke des Golfes, dem Ort Aqaba unmittelbar vorgelagert, erstreckt sich ein schmales, aber von sehr verschiedenen Korallenarten aufgebautes Riff. In seine überwiegend abgestorbenen und sedimentbedeckten Flächen sind auch Areale üppigen Korallenwachstums eingelagert, die jedoch nicht näher untersucht wurden. Vielmehr lag das engere Arbeitsgebiet (Abb. 1b und c) 6 bzw. 6,75 km südlich der Phosphatverladestation des Hafens von Aqaba und fast genau gegenüber dem Heinz STEINITZ Marine Biology Laboratory von Eilat,

* Benutzte Karten: (1) Survey of Israel, 1973. Israel, map of the cease-fire lines. 1 : 750 000. (2) PFANNENSTIEL, M., 1964. Bathymetrische Karte des Roten Meeres. 1 : 2 000 000 (unveröffentlicht).

wo der Golf bei annähernd 500 m Tiefe eine Breite von 7 km aufweist. In dieser Region erreichen die Saumriffe auf der jordanischen Seite teilweise eine Breite von 140 m.

Klima

Der Golf von Aqaba und das südliche Wadi el Araba gehören einem ausgedehnten Wüstengürtel an mit den Wüsten Et Tih im Westen und An Nefud im Osten der Untersuchungsregion. Heiße Sommer mit meist wolkenarmem Wetter und geringer Niederschlagsneigung bestimmen das extreme Trockenklima des tief eingeschnittenen Bruchgrabens, dessen Niederschlagsarmut durch seine Lage im Regenschatten des über 2000 m hoch aufragenden Sinai-Massives noch verstärkt wird. So beträgt die mittlere jährliche Niederschlagsmenge in Eilat nach Angaben des Handbuchs für das Rote Meer, Nr. 2034 (1963) 23 mm, nach FRIEDMAN (1968) 22 mm. Zwischen den einzelnen Jahren schwankt sie freilich erheblich, wie die nachstehende Tabelle 1 mit den Meßwerten des Israel Meteorological Service aus den Jahren 1954 bis 1972 zeigt.

Tabelle 1

Jährlicher Niederschlag in mm, gemessen an der meteorologischen Station Eilat*

Jahr	Niederschlag (mm)	Jahr	Niederschlag (mm)	Jahr	Niederschlag (mm)
1954/55	38,0	1960/61	19,9	1966/67	13,2
1955/56	32,8	1961/62	24,6	1967/68	66,9
1956/57	14,0	1962/63	35,9	1968/69	68,9
1957/58	5,1	1963/64	8,8	1969/70	5,8
1958/59	3,7	1964/65	46,4	1970/71	29,6
1959/60	8,5	1965/66	56,1	1971/72	29,3

Die jährliche mittlere Zahl der Regentage mit mindestens 1 mm Niederschlag wird für Eilat mit 7 angegeben, wobei der meiste Regen in den Wintermonaten fällt. Neben den geringen Süßwassermengen, die als Regen unmittelbar in den Golf gelangen, werden zusätzlich noch, wenn auch örtlich und zeitlich sehr begrenzt, größere Süßwassermassen von den umgebenden Gebirgen durch Wadis ins Meer geleitet. Sie können hier gelegentlich, vor allem in Jahren mit ausgiebigeren Niederschlägen (s. Tab. 1) und in Verbindung mit extremem Niedrigwasser, auch vorgelagerte Korallenriffe erheblich aussüßen und dadurch deren Korallengemeinschaften nachhaltig schädigen. Genauere Abschätzungen liegen hierzu jedoch ebensowenig vor wie zu Menge und Salinitätsgrad des in den Golf einsickernden Grundwassers. Bei Aqaba ist der Grundwasserstrom jedenfalls so reichlich und sein Salzgehalt so gering, daß hier seit altersher ein ausgedehnter Dattelpalmenhain die Oase kennzeichnet.

* Die Daten dieser und der folgenden Klimatabellen verdanken wir, sofern nicht anders angegeben, dem Israel Meteorological Service durch die freundliche Vermittlung seines Leiters Dr. G. STEINITZ.

Die mittlere relative Luftfeuchtigkeit ist, der Lage des Golfes in einem trockenheißen Wüstengebiet entsprechend, sehr niedrig und bleibt sogar unter den schon geringen Werten des zentralen Roten Meeres (vgl. Handbuch für das Rote Meer 1963, zitiert in MERGNER 1967). Dabei liegen die Mittagswerte durchweg noch unter denen des Morgens (Tab. 2). OREN (1962) gibt die jährlichen Mittelwerte der relativen Luftfeuchtigkeit für die Jahre 1950 bis 1958 mit nur 32–41 % an.

Tabelle 2

Mittlere relative Luftfeuchtigkeit bei Eilat in %

Ortszeit	Januar	März	Mai	Juli	September	Dezember
8 Uhr	62	56	42	37	53	60
14 Uhr	39	33	27	21	27	38

Auch die Bewölkung ist über dem Golf und seinen Küsten sehr gering und beträgt im Jahresmittel nur etwa $\frac{3}{10}$ mit dem höchsten Bedeckungsgrad im Winter, sonst sogar unter $\frac{1}{10}$. Daher ist auch die mittlere tägliche Sonnenscheindauer lang und die Insolation sehr intensiv. Nach Angaben des Israel Meteorological Service schwankte die Sonnenscheindauer in den Jahren 1969 bis 1972 zwischen 9,2 und 9,8 Stunden.

Hinsichtlich des jährlichen Temperaturverlaufs liegen für Aqaba selbst keine Meßdaten vor; daher müssen wieder die des israelischen Wetterdienstes für Eilat herangezogen werden (Tab. 3).

Tabelle 3

Mittlere Monatstemperaturen der Luft in Grad Celsius bei Eilat aus den Jahren 1969 bis 1972

Monate	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
°C	15,8	17,1	20,8	24,6	28,5	30,9	31,6	32,3	30,8	26,6	21,5	15,6

Bedingt durch die wechselnde Verteilung des mittleren Luftdruckes, unterliegt das Windsystem über dem mittleren und südlichen Roten Meer einer regelmäßigen und vollständigen jahreszeitlichen Umkehr vom Nordostmonsun im Nordwinter zum Südwestmonsun im Nordsommer. Über dem nördlichen Teil und über dem Golf von Aqaba zeigt der mittlere Luftdruck jedoch mit etwa 1018 Millibar (mb) im Januar, 1005,5 mb im Juli und einem Jahresdurchschnitt von 1012 mb eine relativ geringe Schwankungsbreite, wobei die tägliche doppelte Schwingung nur 2–3 mb beträgt (Handbuch für das Rote Meer 1963).

Infolgedessen wehen über den nördlichen Abschnitten des Roten Meeres das ganze Jahr über recht beständige Winde aus Nord bis Nordwest. Lokal bedingte Ablenkungen sind offenbar möglich: So registriert die Wetterstation Eilat ein Abweichen des Windes von der stark vorherrschenden Nordrichtung nach Nordost dreimal so häufig als nach Nordwest. Nach ihren Angaben aus den Jahren 1969–1972 beträgt die durchschnittliche Windgeschwindigkeit 7,2 Kn. Dieser Wert entspricht 3,7 m/s und damit

einer mittleren Windstärke von 3,2 der Beaufort-Windstärkenskala. Zur Verteilung der Windstärken im Jahresverlauf nennt OREN (1962) den Januar, Februar, Juni und September als die Monate mit den stärksten Windgeschwindigkeiten im langjährigen Mittel. Beide Angaben decken sich gut mit denen des Handbuches für das Rote Meer (1963).

Die meist sehr trockenen und mitunter sehr heftigen Winde aus nördlichen Richtungen zeigen im Tagesablauf ein erstes Maximum am späten Vormittag und ein weiteres am späten Nachmittag. Gelegentlich wechseln sie auch mit böigen Südwinden von kurzer Dauer, die gewöhnlich feuchtwarmes, schwüles Wetter bringen und lokal die Bezeichnung „Aziab“ führen. Auch im Winter können nach Angaben des Handbuches für das Rote Meer (1963) auf der Vorderseite von Tiefdruckgebieten plötzlich heftige Südwinde für einige Stunden oder einen ganzen Tag lang einsetzen. Sie verursachen dann oft einen schweren Seegang mit Wellen, die sich bis zu mehreren Metern Höhe aufbauen und vor allem am Nordende des Golfes unerwartete Brandungsenergien entwickeln. Normalerweise aber überschreiten die Wellen bei vorherrschenden Nordwinden nicht eine Höhe von einem halben Meter.

Hydrographie

Die hydrographischen Verhältnisse des Golfes von Aqaba werden im wesentlichen durch seine topographische Gestalt als schmaler, zwischen hohen Gebirgen eingetiefter und weitgehend isolierter Trog sowie durch das extreme Trockenklima bestimmt. Wie schon topographisch, erweist sich der Golf auch hydrographisch als besonders prägnantes Modell der Verhältnisse im eigentlichen Roten Meer: Ebenso wie dieses vom Indischen Ozean durch die nur 190 m tiefe Schwelle dicht nördlich von Bab el Mandeb abgetrennt ist, schränkt die untermeerische Schwelle der Straße von Tiran mit nur 170 m Tiefe den Wasseraustausch des Golfes von Aqaba mit dem Hauptbecken des Roten Meeres ein. Daher läßt sich der Golf als durchaus eigener Wasserkörper mit spezifischen Gesetzmäßigkeiten ansehen, die sich vor allem im Fehlen einer thermischen Wasserschichtung, in der hohen Evaporationsrate und Salinität sowie im Strömungssystem verdeutlichen:

Die Temperaturen des Oberflächenwassers liegen im Winter (November bis April) deutlich über denen des viel flacheren Golfes von Suez, wie die nachstehende Tabelle 4 mit den Messungen des Israel Meteorological Service aus den Jahren 1969 bis 1971 bei Eilat und den Angaben des Handbuches für das Rote Meer

Tabelle 4

Mittlere Monatstemperaturen des Oberflächenwassers in Grad Celsius aus den Jahren 1969 bis 1971 bei Eilat und vor Suez

Gebiet	Jan.	Feb.	März	Apr.	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Eilat	21,6	21,2	21,4	21,6	22,6	23,6	24,9	26,0	25,3	24,1	23,7	22,3	23,2
Suez		17,0		19,5		23,5		26,0		24,5		20,0	21,7

(1963) für Suez zeigt. Im Sommer entsprechen sich dagegen die Oberflächentemperaturen vor beiden Orten weitgehend. Außerdem wird bei einem Vergleich der mittleren Monatstemperaturen des Oberflächenwassers mit denen der Luft (Tab. 3) deutlich, daß letztere von November bis März weit unter ersteren liegen.

Schon die österreichischen Pola-Expeditionen 1895/96 und 1897/98 stellten in der Tiefe des Golfes von Aqaba mit 21°C eine ungewöhnlich hohe Wassertemperatur und nur einen relativ geringen Unterschied zur mittleren Jahrestemperatur des Oberflächenwassers mit $23,2^{\circ}\text{C}$ fest (NATTERER 1898). Diese Meßergebnisse weisen auf das Fehlen einer thermischen Vertikalschichtung des Wassers und seine weitgehende Homogenisierung bis in die Tiefe hin. Durch eine fortwährende vollständige Umschichtung des Wasserkörpers könnte nämlich laufend warmes Oberflächenwasser bis zum Grund verfrachtet werden, zumal MOHAMED (1940) sogar einen adiabatischen Temperaturanstieg mit zunehmender Tiefe von $0,2^{\circ}\text{C}/1000\text{ m}$ registriert hat. Als nächstliegende Ursache einer derartigen Umschichtung könnte mit THOMPSON (1939) die Windzirkulation in Frage kommen. NEUMANN & MCGILL (1962) machen jedoch in erster Linie die starke Evaporation dafür verantwortlich: Durch sie wird das Oberflächenwasser zunehmend salzreicher und dichter und sinkt infolgedessen in die Tiefe ab, während an der Oberfläche ständig leichteres Wasser mit einer niedrigeren Salinität als 39 ‰ aus dem Indischen Ozean nachfließt. GOHAR (1954) weist außerdem auf den Temperaturanstieg bei Dichtezunahme hin.

Tatsächlich ist der Salinitätsgrad im Golf von Aqaba bedeutend. Bei einer sehr niedrigen relativen Luftfeuchtigkeit, deren jährliche Mittelwerte mit nur 32 bis 41 ‰ noch erheblich unter den schon geringen Werten des zentralen Roten Meeres liegen (vgl. Angaben bei MERGNER 1967), bei beständigen „ventilierenden“ Nordwinden und einer starken Insolation ist die Evaporationsrate sehr hoch. Nach FRIEDMAN (1968) ist sie am Nordende des Golfes dreimal höher als an der israelischen Mittelmeerküste und beträgt jährlich 179 mm , denen nur 22 mm Niederschläge gegenüberstehen. Als Folge einer derart einseitigen Relation zwischen starker Verdunstung und minimaler Süßwasserzufuhr weist das freie Oberflächenwasser einen Salzgehalt von $40\text{--}41\text{ ‰}$ auf (DEACON 1952, OREN 1962) und wird hierin nur von den Sommerwerten des Golfes von Suez mit 42 ‰ übertroffen. Beide Werte liegen aber weit über dem durchschnittlichen Salzgehalt des Weltmeeres mit 35 ‰ . Im interstitiellen Wasser des Sandlückensystems und in flachen Rifflagunen kann der Salzgehalt sogar noch höhere Werte erreichen (GERLACH 1967, FRIEDMAN 1968). Der pH-Wert im nördlichen Golf schwankt zwischen $7,9$ und $8,3$ (OREN 1962); im übrigen wird auf die Angaben von OREN (1962) und FRIEDMAN (1968) hinsichtlich weiterer Daten zum Chemismus des Meerwassers verwiesen.

Über das Strömungssystem im Golf von Aqaba bestehen bisher nur Vermutungen: Nach MOHAMEDS Feststellungen in der Straße von Tiran (1940) tritt stark salzhaltiges Tiefenwasser aus dem Golf in das zentrale Rote Meer aus und sinkt dort in die Tiefe ab. Dabei erfolgt ein Ersatz dieses ausströmenden Wassers und zugleich der Verdunstungsverluste im Golf durch weniger salines Oberflächenwasser nach Norden. Aus dieser Richtung treiben aber beständige Winde, die in einer Art Kamineffekt entlang des Grabeneinschnittes wehen, das Oberflächenwasser des Golfes nach Süden, d. h. ein Ausgleich, insbesondere am Nordende, kann nur durch eine entgegengesetzte Unter-

strömung erfolgen. Tatsächlich haben eigene Beobachtungen bei Eilat und Aqaba erbracht, daß die dem Winddruck unmittelbar unterworfenen Oberflächenschicht nur wenige Dezimeter mächtig sein kann und schon daher eine entgegengesetzte Unterströmung im Bereich des Möglichen liegt (Abb. 1b und 2). Außerdem gibt es dafür deutliche Hinweise: So stellte SCHUHMACHER (1973 c, 1974) bei Eilat unabhängig von

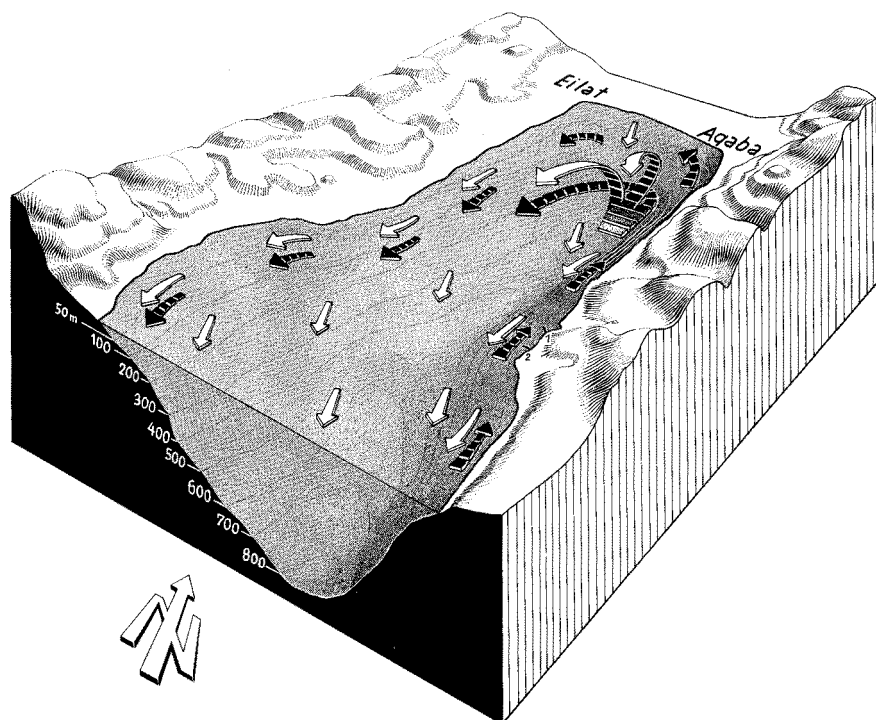


Abb. 2: Nordende des Golfes von Aqaba mit hypothetischem Verlauf der Wasserzirkulation. 6,5fach überhöhtes Blockdiagramm: rechts arabische Küste, links Sinaiküste; weiße durchgezogene Pfeile = windunterworfenen Oberflächenströmung; schwarze unterbrochene Pfeile = Tiefenströmung

der Oberflächenströmung in 2–30 m Tiefe eine Nordsüdströmung fest, die ohne erkennbare Ursachen wie etwa Gezeiteneinflüsse binnen weniger Minuten in die entgegengesetzte Richtung umschlagen konnte, wobei freilich die Nordsüdrichtung weit überwog. Ferner wurde vor dem Nordstrand des Golfes nahe der israelisch-jordanischen Grenze mehrfach eine von Ost nach West streichende Strömung beobachtet, während gleichzeitig die oberste Wasserschicht mit einer Mächtigkeit von nur 0,15–0,25 m vom Wind nach Süden versetzt wurde. Schließlich stützen auch unsere Befunde vor der jordanischen Küste, wonach in 10–30 m Tiefe eine Nordströmung überwiegt, die in Abbildung 2 vorgestellte Hypothese zum Strömungssystem im nördlichen Golf (vgl. auch pp. 283, 323 f. und 347).

Um das vermutete Aufwallgebiet am Nordende genauer zu erfassen, waren Strömungsmessungen entlang von Profilen quer zur Küstenlinie und bis zu 500 m Entfernung vom Strand in Tiefen von 40, 30, 20, 10 und 5 m sowie an der Oberfläche vorgesehen. Wegen der politischen Spannungen zwischen Jordanien und Israel konnten jedoch bisher nur zwei Meßreihen derart nahe zur Grenze zwischen beiden Staaten durchgeführt werden: Danach bewegte sich das Wasser in den verschiedenen Tiefen in unterschiedlicher Richtung (Abb. 2), was dem Charakter einer Aufwallzone aber nicht widerspricht. Genauere Meßreihen sind vorgesehen.

Die Gezeiten des Roten Meeres sind in erster Linie Mitschwingungszeiten des Indischen Ozeans (STERNECK 1927). Daneben treten jedoch durch unmittelbare Einwirkungen von Mond und Sonne Eigengezeiten auf, die etwa ein Drittel so groß sind wie die Mitschwingungszeiten, ohne deren Erscheinungsbild aber wesentlich zu stören (vgl. Handbuch für das Rote Meer, 1963). Die Gezeiten des Golfes von Aqaba sind Halbtagszeiten (DEFANT 1926); sie werden wiederum durch die des Roten Meeres angeregt und gehen nur zu einem sehr geringen Teil auf unmittelbare Mond- und Sonneneinwirkung zurück. Daher steigt und fällt das Wasser im Golf überall ungefähr zu den gleichen Zeiten wie im nördlichen Roten Meer und trifft als Hochwasser nur etwa eine Stunde später am inneren Ende des Golfes ein. Während der normale Tidenhub im Golf nur 0,4 bis 0,7 m beträgt, wächst der Springtidenhub vom Eingang nach innen erst schnell, dann langsamer von 0,5 auf 1,2 m an. Schon KLUNZINGER (1872) hat beobachtet, daß zu Zeiten der Äquinoktien besonders niedrige Ebben auftreten, die im Extremfall weite Flächen der Rifflächer trockenlegen und dadurch den Korallenwuchs stark beeinträchtigen können. Als zusätzliche Gefährdung der Korallenkolonien bei besonders niedriger Ebbe wirken sich winterlich kalte Temperaturen unter 12° C aus.

GESCHICHTE DER MEERESKUNDLICHEN BEARBEITUNG DES GOLFES VON AQABA

Seit FORSSKÅLS unglücklich endender Forschungsreise 1761 bis 1763 hat das Rote Meer schon frühzeitig eine vielfache Bearbeitung erfahren (u. a. RÜPELL 1828, 1835, GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1829, EHRENBERG 1834a, b, KLUNZINGER 1870/71, 1872, 1877–1879). Meist konzentrierten sich diese Untersuchungen auf den – vor allem nach Eröffnung des Suez-Kanales – leichter zugänglichen Abschnitt der ägyptisch-sudanesischen Küste. Kaum bearbeitet blieb dagegen der abgelegene nordöstliche Nebenarm des Roten Meeres, der Golf von Aqaba, nach CROSSLAND (1939) „the most desolate sea in the world“. Nur RÜPELL (1829) hat bei seiner ersten Reise an das Rote Meer im Jahre 1822 auch Aqaba besucht und dabei zoologische wie auch geographische Beobachtungen entlang der Sinai-Küste bis Nuweiba angestellt.

Mitte des letzten Jahrhunderts wurden Tiefenlotungen für britische Seekarten vorgenommen, während die ersten hydrographischen Daten auf den österreichischen Pola-Expeditionen 1895/96 und 1897/98 (NATTERER 1898, LUKSCH 1901) gesammelt wurden. Hydrographisch arbeiteten auch die italienische AMIRAGLIO-MAGNAGHI-Expedition 1923/24 (u. a. VERCELLI 1927, 1931) und die ägyptische MABAHITH-Expedition 1934/35, die als Vorexkursion für eine totale Bearbeitung des Roten Meeres gedacht

war (BADR & CROSSLAND 1939, MOHAMED 1940). Nach dem 2. Weltkrieg führte das Britische Museum die MANIHINE-Expedition 1948/49 durch (ANONYMUS 1952, DEACON 1952).

Mit der Errichtung des Marine Biological Laboratory durch STEINITZ im Jahre 1968 bot sich von Eilat aus die Möglichkeit für neue, vielfältige und auch länger dauernde Untersuchungen im Golf von Aqaba. Die seither dort erarbeiteten Ergebnisse sind inzwischen so zahlreich geworden, daß sie hier nicht mehr im einzelnen aufgeführt werden können. Alle diese Aktivitäten haben sich jedoch stets nur auf die Westküste des Golfes bzw. seine offene Fläche konzentriert, während die Ostküste bis zur vorliegenden Untersuchung biologisch unbearbeitet blieb. Dies gilt vor allem auch für die Riffe südlich Aqaba, über die noch keine wissenschaftlichen Berichte vorliegen.

METHODIK DER UNTERSUCHUNGEN

Auswahl der Riffabschnitte und Untersuchungstechnik

Die Korallenriffe südlich Aqaba sind üppiger entwickelt als die auf der gegenüberliegenden Seite des Golfes bei Eilat (Vermutungen und Hinweise hierzu werden auf p. 346 f. diskutiert). Das bedeutet u. a., daß sogar in dem nur 25 km langen jordanischen Küstenabschnitt ein Vergleich zwischen Saumriffen sehr unterschiedlicher Ausbildung möglich ist. Von diesen Ausbildungsformen wählten wir anlässlich einer zur saudi-arabischen Grenze führenden Erkundungsfahrt entlang der Küste zwei Riffabschnitte als Untersuchungsmodelle aus, ein offenbar relativ junges *Ufersaumriff* mit noch kaum erodierter Oberfläche, aber mit vorgelagerten Resten eines weitgehend abgebauten alten Riffdaches, und ein alterndes, durch Erosionskanäle und eine breite Lagune gegliedertes sog. *Lagunensaumriff*. Beide liegen mit 6 km bzw. 6,75 km Entfernung vom Südende des Hafens Aqaba nur 0,75 km auseinander. Von jedem dieser Abschnitte wurde ein 20 m breiter und bis 140 m langer Untersuchungstreifen vom Strand über Riffdach, Riffhang und Vorriff bis zu einer Tiefe von etwa 30 m festgelegt. Innerhalb seiner Grenzen wurden, an Riffdach und Riffhang schwimmtauchend, im tiefer gelegenen Vorriff mit Hilfe von Preßluftgeräten, die wichtigsten Teilabschnitte ausgemessen, kartiert und exemplarisch abgesammelt.

Nach einer ersten Übersicht über das Arbeitsgebiet wurden an Hand von Meßstrecken und Einzelskizzen zunächst die verschiedenen Strukturzonen und die sie kennzeichnenden biophysiographischen Korallenzonen in die Lagepläne eingezeichnet. Weniger auffällige Zonen ließen sich dagegen erst nach Auswertung der Sammelergebnisse benennen. Die derart detaillierten Grundrißpläne wurden noch durch Tiefenmessungen und Profilskizzen ergänzt, so daß insgesamt eine hinreichende Genauigkeit aller zeichnerischen Unterlagen gegeben war. Zusätzlich wurde jedoch noch eine Unterwasseransichtsskizze vom Lagunensaumriff angefertigt (Abb. 10). Sie zeigt den Blick von der offenen See her auf Riffplattform, Kanalsystem und Riffhang und bietet einen Überblick über einen größeren, wegen der Wassertrübung mit UW-Photographien sonst nicht erfaßbaren Riffabschnitt. Während die bekannten UW-Landschaften von RANSONNET bei Et Tur (1863) und Ceylon (1868) von einer Taucherglocke aus gezeich-

net wurden, erfolgte dies hier mit Schnorchel und Maske. Zahlreiche Einzelheiten der Strukturierung, Besiedlung und Zonierung wurden in Detail- und Übersichtsphotographien mit Hilfe der beiden Unterwasserkameras „Rolleiflex SL 66“ (Franke & Heidecke, Braunschweig) im UW-Gehäuse „Aquamarin WKD SL 66“ (Koehler, Darmstadt) und „Nikonos-Calypso-II“ (Nippon Kogaku K. K., Tokyo) festgehalten. Durch vergleichende Auswertung der zeichnerischen und photographischen Protokolle ergab sich schließlich ein fast lückenloses Bild von der morphologischen Struktur und biophysographischen Zonierung der beiden Riffstreifen.

Dieses Bild wurde faunistisch ergänzt durch eine gezielte Sammeltätigkeit entlang senkrecht zum Ufer gespannter, mit Metereinteilung versehener Leinen und in zusätzlich ausgewählten Riffregionen. Die Häufigkeitsangaben zum Vorkommen der Einzelarten können natürlich nur Schätzwerte sein, da sich unsere Aufsammlungen nicht allein auf Korallen oder andere bestimmte Tier- und Pflanzengruppen beschränkten. Vielmehr sollten sie einen repräsentativen Querschnitt der Arten- und Formenfülle bei annähernder Schätzgenauigkeit der Individuenzahl erbringen. Eine quantitative Auswertung, d. h. ein genaues Auszählen der Individuen innerhalb von Testquadraten, wäre in der zur Verfügung stehenden Zeit undurchführbar gewesen, ist aber für eine zweite Untersuchungsstufe vorgesehen. Außerdem sind in unseren Aufsammlungen unwillkürlich rein subjektiv große, auffällige und charakteristische Formen überbewertet, zumal wenn sie etwa in der einförmigen Rifflagune leichter aufzuspüren waren als im komplizierten Grottensystem des oberen Riffhanges. Sicherlich würde z. B. ein Foraminiferen- oder Polychaetenspezialist zu anderen Leitarten kommen. Insgesamt aber erscheint es uns als der richtige Weg zu einer brauchbaren Zonierung, in erster Linie auffällige und aspektbestimmende Formen dafür zu verwenden, die allein durch ihr quantitatives oder optisches Überwiegen auch von anderen Beobachtern als Leitarten erkannt werden können. Oft reagieren gerade diese Arten deutlich erkennbar auf die einwirkenden Faktoren der Wasserbewegung und Beleuchtung durch Bildung entsprechender Strukturen und Formen. Als erste Grundlage für später geplante aut- und synökologische Untersuchungen sind die eingefügten Listen der gesammelten Tiere und Pflanzen mit den annähernden Häufigkeitsangaben für jede Zone gedacht (Tab. 6 und 13), da bisher von der Ostküste des Golfes überhaupt noch keine Angaben zu Flora und Fauna vorliegen. Die Bestimmung erfolgte teils durch Vergleich mit früheren Belegsammlungen von der Sinaiküste, teils durch Spezialisten für die Taxonomie der betreffenden Gruppe. Von den meisten Tieren und Pflanzen befinden sich Belegstücke und Photographien am Lehrstuhl für Spezielle Zoologie der Ruhr-Universität Bochum.

Parallel zu Aufsammlungen und Erstellung der zeichnerischen Protokolle wurden die wichtigsten abiotischen Faktoren feldmäßig ermittelt: So wurden die Werte der Beleuchtungsstärken innerhalb der einzelnen strukturellen oder biophysographischen Zonen mit einem Photobelichtungsmesser der Marke „Sixtomat“ (Gossen, Berlin) in einem wasserdichten Gehäuse gemessen. Dabei wurden die UW-Lichtwerte in Prozenten auf den jeweiligen über dem Wasserspiegel senkrecht gegen den Himmel gemessenen Wert (= 100% Beleuchtungsstärke) bezogen. Obwohl fast alle Lichtmessungen in der Mittagszeit durchgeführt wurden, ist ein Vergleich der einzelnen Meßwerte von Tag zu Tag wegen der unterschiedlichen Reflexion der verschieden stark bewegten Wasseroberfläche nur bedingt möglich. Strömungsrichtung und Strömungsgeschwindigkeit

keit wurden behelfsmäßig an Hand flottierender Papierschnitzel festgestellt. Diese Feldmethode hat sich gerade innerhalb der oft stark zerschnittenen Riffregionen sehr bewährt. Beleuchtungsdaten und Werte der Wasserbewegung wurden ebenso wie die ermittelten Wassertiefen in die Grundrißpläne eingetragen, alle übrigen Meß- oder Schätzwerte in täglichen Protokollen erfaßt und in zusammengefaßter Form den Beschreibungen der beiden Riffstreifen vorangestellt. Zu diesen an Ort und Stelle täglich gemessenen oder geschätzten Daten gehören auch Bewölkungsgrad und Insolation, Windrichtung und Windstärke, Tagestemperaturen der Luft und des Wassers, Seegangshöhe, Brandung und Rücklauf, UW-Sichtweite und Gezeitenverlauf. Die meisten der hierbei gewonnenen Werte fügen sich gut in die bekannten langjährigen Mittelwerte ein (vgl. klimatologische und hydrographische Daten, pp. 247–252).

In den nachstehenden Kapiteln werden die von RIEDL (1966, 1971) erklärten Zeichnungen der Wasserbewegungsformen und hydrographischen Zonen wie etwa „innere“ und „äußere Brandungszone“ oder „Brandungsrestwellen“ u. a. verwendet.

Nomenklatur des Saumriffes

Zur Verständigung über den Riffaufbau und zur einheitlichen Darstellung seiner Einzelabschnitte und Zonen sind Begriffe erforderlich, deren Gesamtheit sich inzwischen zu einer eigenen Riffnomenklatur entwickelt hat. Ihre Termini werden jedoch von den verschiedenen Autoren teilweise immer noch nicht übereinstimmend gebraucht bzw. wurden mit fortschreitenden Erkenntnissen nicht überarbeitet. Zudem fehlen trotz der Anregungen von SCHEER (1959, 1960) bisher noch zahlreiche Definitionen in deutscher Sprache für die mittlerweile in der angelsächsischen und französischen Riffliteratur eingeführten Begriffe (KUENEN 1950, TRACEY et al. 1955, NEWELL 1956, MAXWELL 1968, CLAUSADE et al. 1971). Ferner erweist die nähere Kenntnis vorher noch nicht bearbeiteter Riffe, daß die bereits zur Verfügung stehenden Fachausdrücke nicht immer zur genauen Charakterisierung aller Riffabschnitte und ihrer Einzelstrukturen ausreichen. Daher werden im folgenden die erforderlichen neuen Begriffe eingeführt, mißverständliche verdeutlicht und ungenügend definierte ergänzt sowie alle Begriffe an Hand eines Riffschemas erläutert (Abb. 3).

(1) Da in der vorliegenden Arbeit nur Saumriffe des Golfes von Aqaba untersucht werden, beziehen sich alle Definitionen zunächst nur auf diese, können jedoch wenigstens teilweise auch auf andere Rifftypen und Riffregionen übertragen werden. Unter den Saumriffen werden zumeist folgende Ausbildungsformen unterschieden (vgl. auch MERGNER 1967, 1971): Schmale, den Küstenverlauf begleitende *Riffsäume*; typische, mit ihrer Riffplattform unmittelbar an das Ufer anschließende *Ufersaumriffe* oder *Strandriffe* mit einem ungestörten Riffdach; dieses kann sich plateauartig auf mehrere Kilometer verbreitern und wird durch die Einwirkung geologischer Ereignisse oft völlig verändert wie etwa beim *Lagunensaumriff* mit einer mehr oder weniger breiten Lagune zwischen Ufer und Außenriff; schließlich kann das Saumriff auch aus einzelnen unregelmäßigen *Fleckenriffen* zusammengesetzt sein. Unabhängig von diesen Ausbildungsformen, für die es jeweils in- struktive Beispiele im Roten Meer gibt, lassen sich an ihnen aber stets bestimmte gleich-

artige morphologische Züge erkennen wie etwa die prinzipielle Unterteilung in Riffdach, Riffhang und Vorriff:

Riffdach (reef flat): Annähernd horizontale oder nur leicht seewärts geneigte Oberseite des gesamten aus Korallenkalk in Form von Korallenfels bestehenden Riffaufbaues, unabhängig von dessen derzeitigem Erhaltungszustand. Erstreckung zwischen der seeseitigen Riffkante und der durch Strandfelsbildung, Sandauflagerung oder Kanalauswaschung nicht immer eindeutig feststellbaren uferseitigen Begrenzung. Bereich der gegen das Ufer hin abnehmenden Geschwindigkeit von Brandungsrestwellen und Uferlängsströmung (äußere Brandungszone).

Riffkante (reef edge oder reef margin): Schmale Übergangsregion vom horizontalen Riffdach zum schräg nach außen abfallenden Riffhang. Bereich der stärksten Wasserturbulenz sowie des ausgiebigsten Wasseraustausches pro Zeit- und Volumeneinheit im Riff (Brecherzone oder Riffbrandung).

Riffhang (reef slope): Mehr oder weniger steil bis senkrecht abfallende, gelegentlich durch eine wäcchtenartig vorspringende Riffkante überragte Außenseite des Riffaufbaues. Überwiegend mit lebenden Korallen bestandene Wachstumszone des Riffes. Bereich pendelnd-kreisförmiger Wasserbewegung (Vertikaloszillation) zwischen auflaufenden Windwellen und Rücklaufströmen (innere Brandungszone, Schwingungszone).

Vorriff (fore reef): Dem eigentlichen Riffaufbau seewärts vorgelagerter und häufig bis an die Grenze der Zooxanthellen-Assimilation reichender Abschnitt lebenden Korallenwuchses. Ohne massige Aufbauten bis zur Wasseroberfläche, sondern meist nur als dünner und lückenhafter Überzug des ursprünglichen Meeresbodens ausgebildet, dem unterhalb des Vorriffes oft eine Geröllhalde aufgelagert ist. Bereich eindeutiger Riffhängsströmung mit seitlicher Wasserversetzung (Strömungszone).

(2) Bei jüngeren, noch wachsenden Saumriffen reicht das Riffdach als Oberseite des gesamten Riffaufbaues meist nur geringfügig verändert vom Ufer bis zur Riffkante. Ältere, meist nicht mehr wachsende Riffe zeigen dagegen, oft als Folge eustatischer Schwankungen des Meeresspiegels oder geologischer Bewegungen des unterlagernden Meeresbodens, häufig eine Unterteilung des Riffdaches in die Riffkrone mit Riffplattform und Rückriff und die Rifflagune:

Riffkrone (reef crest): Als Außenriff oder Riffbarriere eines Lagunensaumriffes bezeichneter, seeseitig erhalten gebliebener Teil des Riffdaches. Der Begriff wird von uns dreidimensional verstanden und schließt Rückriff, Riffplattform und Riffhang mit ein; er wird gelegentlich nur mit dem Algenrücken (algal ridge) pazifischer Riffe gleichgesetzt.

Rückriff (rear reef): In einer oder mehreren Stufen aus der Rifflagune aufsteigender uferseitiger Hang der Riffkrone. Meist Zone lebhaften Korallenwachstums und Bereich gemischter Wasserbewegung mit vertikal pendelnden und horizontal ver-setzenden Komponenten.

Riffplattform (reef platform): Annähernd horizontale und weitgehend geschlossene Oberfläche des Riffdaches bzw. der Riffkrone. Erstreckung beim typischen Ufersaumriff mit der des Riffdaches identisch, beim Lagunensaumriff mit derjenigen der Riffkrone. Seeseitig mit hintereinander gestaffelten, charakteristischen Zonen lebender Stein- und Weichkorallen bestanden, uferseitig als von Kratern durchsetzte Abra-

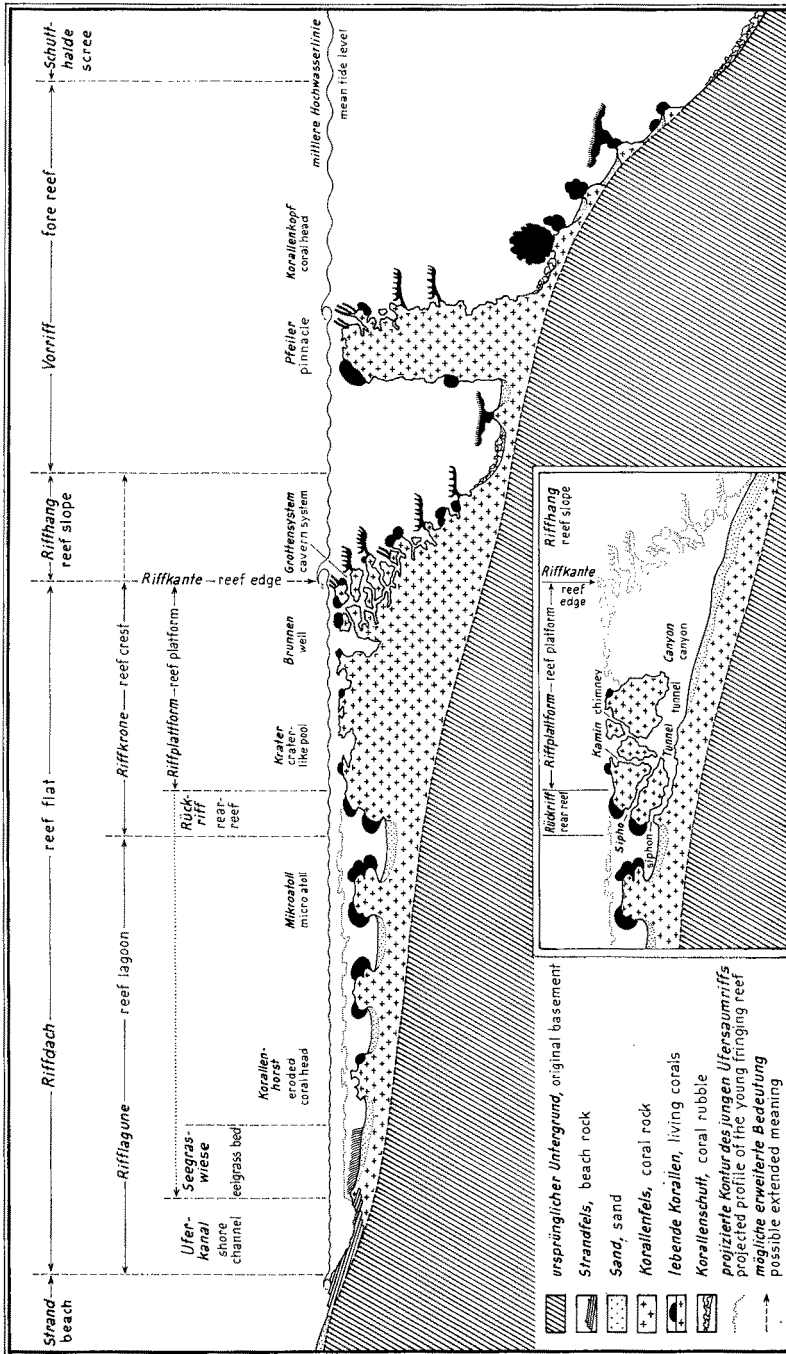


Abb. 3: Schema eines Lagunensaumriffs. Die Kontur des vorangegangenen Stadiums eines Ufersaumriffs ist als punktierte Linie einprojiziert. Das Nebenschema in der unteren Bildmitte zeigt einen Medianschnitt durch die Riffkante und das sie zerlegende Kanalsystem

sionsfläche ausgebildet. Daher Unterscheidung eines überwiegend „lebenden“ von einem überwiegend „toten“ Riffdach (wegen ausführlicher Definitionen vgl. hierzu p. 339 f.).

Rifflagune (reef lagoon): Eingetiefter, uferseitiger Abschnitt des Riffdaches zwischen Strand und Rückriff mit eingeschwemmtem beweglichem Sand- oder Schlammuntergrund und fakultativ eingestreuten, lokal umschriebenen Hartböden in Form von Korallenfelshorsten, toten und lebenden Korallenblöcken und Mikroatollen. Häufig Bereich ruhiger Uferlängsströmung und gegen den Strand gerichteter Windwellenbewegung. Meist mit dem sog. back reef identisch.

(3) Riffplattform, Riffhang und Rifflagune weisen eine Anzahl teils durch Korallenwachstum, teils durch Wassererosion entstandener Positiv- und Negativformen auf, die als aufragende und eingetieft „Substrukturen“ der großen Riffabschnitte für deren Beschreibung von Bedeutung sind.

Uferkanal, Uferrinne (shore channel): Strandbegleitende, durch Uferlängsströmung und Rücklaufströme der Uferbrandung eingetieft Rinne von unterschiedlicher Breite mit Sand-, Strandfels- oder Korallenfelsuntergrund. Als ufernaher Abschnitt einer Rifflagune häufig in deren Seegraswiese überleitend, bei ungestörter Riffplattform in deren Abrasionsfläche.

Korallenkopf (coral head): Aus einer einzelnen Steinkorallenkolonie entstandene massige Struktur der Rifflagune oder des Vorriffes, gelegentlich bis zur Wasseroberfläche reichend.

Mikroatoll (microatoll): Im seichten Wasser flacher Rifflagunen oder Kanäle der Riffplattform bis unter die Wasseroberfläche hochgewachsene Einzelkolonie meist massiger Steinkorallenarten, deren Kuppe durch Austrocknen oder Abkühlung abgestorben ist und allmählich erodiert wurde. Anordnung der im Wasser verbliebenen, halbmond- oder ringförmig nach außen weiterwachsenden Seiten oft in mehreren Stockwerken.

Korallenhorst (eroded coral head): Durch Wassererosion veränderter Rest des ehemaligen Riffdaches oder eines toten Korallenstockes mit ausgeaperter, von lebenden Korallen oft sekundär wieder besiedelter Oberfläche. Mit sehr unterschiedlichen Ausmaßen meist nur in der Rifflagune vorkommend, selten auch im Vorriff.

Krater (eroded crater-like pool): Erosionsbedingte, unregelmäßig umschriebene, meist kleinere napf- oder kraterförmige Einsenkung der Riffplattform im Bereich des überwiegend toten Riffdaches. Mit nach innen vorkragenden scharfkantigen Rändern oder einer Einfassung durch sekundär wieder angesiedelte Korallenkolonien.

Brunnen (well): Tiefe, ringsum von Korallenstöcken umschlossene vertikale Einsenkung der Riffplattform nahe der Riffkante, höchstens über schmale Kanälchen miteinander verbunden und in ihrer Gesamtheit von MERGNER (1967) als Kleinwannenzone (small-pool-zone) bezeichnet. Im Gegensatz zu den erosionsbedingten Kratern der Abrasionsfläche von meist noch lebenden Korallen der ehemaligen, inzwischen weiter seawärts vorgebauten Riffkante gebildet.

Grotten system (cavern system): Vielfach verzweigtes, sehr unterschiedlich strukturiertes System miteinander anastomierender, meist enger, grottenähnlicher Kanälchen, die von der Riffkante bzw. dem oberen Riffhang aus ins Innere des dahinter liegenden Riffdaches reichen. Ursprünglich aus den Lückenräumen zwischen den Hart-

strukturen der Korallen bestehend, später jedoch mehr und mehr durch Sukzessivbesiedlung und Zementierung verengt sowie durch Sedimenteinträgerung aufgefüllt. Insgesamt Folgeerscheinung des Riffwachstums im Unterschied zum Kanalsystem als Charakteristikum des Riffabbaues.

(4) Neben der Unterteilung des Riffdaches in Riffkrone und Rifflagune zeigen sich Alterung des Riffdaches und Riffabbau vor allem im Entstehen eines Kanalsystems und in der zunehmenden Zerlegung des Riffdaches durch dieses. Wichtige, dabei entstehende Formen sind:

K a n a l s y s t e m (canyon-tunnel system): Gesamtheit aller erosionsbedingten, bereits teilweise als Lückensystem während des Riffwachstums angelegten Negativformen, die das alternde Riffdach seewärts entwässern und dabei dessen Korallenfels mehr und mehr zerlegen. Je nach Ausdehnung, Wasserführung und Typus sind Siphon, Tunnel, Kamin und Canyon zu unterscheiden.

S i p h o (siphon): Erosionsbedingter, im Innern des Riffdaches unregelmäßig verlaufender, aber u. U. an ehemaligen Grottenröhren orientierter, englumiger Kanal mit geringer Wasserführung und geschlossenem Dach.

T u n n e l (tunnel): Erosionsbedingter, unter der Riffdachoberfläche relativ geradlinig seewärts verlaufender und gelegentlich aus dem Zusammenschluß mehrerer Siphone entspringender weitlumiger Kanal mit vorwiegend geschlossenem Dach, glatten, begradigten Wänden und meist starker Wasserführung.

K a m i n (chimney): Unterschiedlich langer, meist kurzer und überwiegend vertikaler Durchbruch eines Siphon oder Tunnels zur Riffdachoberfläche.

S p r i t z l o c h (blowhole): Kamin, aus dem aufgestautes Wasser eines Siphon oder Tunnels bei entsprechendem Wellendruck geysirartig austritt. Austrittsstelle häufig von üppigem Korallenwuchs umgeben.

C a n y o n (canyon): Grabenförmiger, nach oben offener und sich seewärts erweiternder, mit meist senkrechten, ausgewaschenen Wänden in das Riffdach eingetiefter Kanal. Hauptträger der Entwässerung und fortschreitenden Erosion des Riffdaches. Vor allem im seeseitigen Abschnitt häufig von Korallen wieder besiedelt.

P f e i l e r (pinnacle): Bei fortgeschrittener Zerlegung des alternden Riffdaches stehengebliebener Rest desselben mit unterschiedlichem, aber meist beträchtlichem Umfang, gelegentlich höher als breit, aber immer mit der ursprünglichen Oberfläche der alten Riffplattform und dadurch vom Korallenhorst unterschieden.

UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

Die einzelnen Stadien der Riffgenese sind wie die sie charakterisierenden Strukturzonen und Lebensgemeinschaften das Ergebnis des Zusammenwirkens verschiedener abiotischer und biotischer Einflüsse. Wenn also diese ökologischen Faktoren und ihre Auswirkungen auf das Ökosystem Korallenriff eingehend analysiert werden sollen, geschieht dies am besten an unterschiedlich alten Riffabschnitten als Untersuchungsmodellen. Als solche bieten sich vor allem zwei Ausbildungsformen des Saumriffes an: das offenbar junge *U f e r s a u m r i f f* mit noch kaum erodierter Riffplattform und

das ältere *Lagunensaumriff*, dessen alterndes Riffdach durch ein vielfältiges System von Kanälen und stehengebliebenen Pfeilern zerlegt wird.

Nirgends zeigt sich der Einfluß der Wasserbewegung als des wichtigsten abiotischen Faktors auf die strukturelle Ausformung des Riffes, die Anordnung seiner biophysigraphischen Zonen und die Zusammensetzung seiner Biozönosen deutlicher als bei diesem Vergleich. Während nämlich das junge Ufersaumriff durch ein annähernd ungestörtes Wachstum gegen das offene Meer hin gekennzeichnet wird, zeigt das alternde Lagunensaumriff bereits alle Anzeichen des fortschreitenden Abbaues: Das Wachstum nach außen stagniert, die Riffkrone wird mehr und mehr zerschnitten, bis ihre Zerstörung vollendet ist und nur noch einzelne Pfeiler von ihrer einstigen Ausdehnung zeugen, und die ursprünglich parallel zur Riffkante verlaufenden biophysigraphischen Zonen verlagern sich immer stärker auch in das sich ausbreitende Kanalsystem der Riffkrone. Erst wenn, wie besonders bei steigendem Meeresspiegel oder absinkendem Meeresboden, eine ausreichend weite und tiefe Lagune hinter der Riffkrone entstanden ist, kann sich in ihr bei vermehrtem Wasseraustausch ein sog. Innenriff aufbauen. Oder es wächst ein neues junges Saumriff vom Ufer her gegen das offene Meer vor, wenn nach Zerstörung des alten Riffdaches die Wellenbewegung wieder ungehindert bis dorthin wirken kann. Ähnliche Riffstadien hat MERGNER (1967) nördlich von Port Sudan bei Mersa Wi Ai beschrieben.

Beide für einen solchen Vergleich geeigneten Riffstadien fanden sich in charakteristischer Ausbildung und nahe beieinander, 6 bzw. 6,75 km südlich von Aqaba (Abb. 1b und c). Sie werden nachstehend beschrieben.

Untersuchungsabschnitt: Ufersaumriff

Der ausgewählte Abschnitt eines Ufersaumriffes mit einzelnen vorgelagerten Restpfeilern eines zerstörten Riffdaches begann 205 m südlich einer kleinen riffreien und als Anlegestelle geeigneten Boots- und nur 50 m von der neuen Küstenstraße Aqaba-Haql entfernt. Er erstreckte sich in genau nordwestlicher Richtung bis zu einer Tiefe von 33 m. Seine Breite betrug 20 m, seine Länge insgesamt 174 m, von denen aber auf dem Faltplan der Abbildung 6 nur 135 m bis zu einer Tiefe von 10,5 m dargestellt sind. Die Untersuchungen wurden, bis 9 m Tiefe schwimmtauchend, darunter mit Gerät, vom 21. Februar bis zum 4. März 1972 jeweils zwischen 10.00 und 15.00 Uhr durchgeführt, zweimal auch nach Einbruch der Dunkelheit zwischen 18.30 und 20.30 Uhr.

Klimatologische und hydrographische Daten während des Untersuchungszeitraumes

Der Bewölkungsgrad wurde auf 0/10 bis 4/10, einmal auf 6/10 geschätzt, während zeitweise mäßiger bis starker Dunst herrschte. Niederschläge fielen jedoch nicht. Die Windstärken schwankten – geschätzt – von 0 bis 6 Bft und lagen durchschnittlich bei 3 Bft, wobei der Wind meist gegen Mittag auffrischte. Unsere Schätzwerte wurden durch die Meßdaten des nahegelegenen Israel Meteorological Service Eilat für den gleichen Zeitraum bestätigt (Tab. 5).

Tabelle 5

Windverhältnisse während der Untersuchungszeit 1972
(nach Messungen des Israel Meteorological Service Eilat)

Datum	8.00 Uhr				14.00 Uhr			
	kn	m/s	Bft	Windrichtung in Grad	kn	m/s	Bft	Windrichtung in Grad
21. II.	10	5,14	3,9	010	12	6,17	4,4	020
22. II.	4	2,06	2,2	010	7	3,60	3,2	360
23. II.	4	2,06	2,2	010	6	3,08	2,9	010
24. II.	12	6,17	4,4	360	14	7,20	4,9	020
25. II.	5	2,57	2,5	020	6	3,08	2,9	340
26. II.	5	2,57	2,5	040	0	0	0	—
27. II.	8	4,12	3,4	020	4	2,06	2,2	180
28. II.	3	1,54	1,8	010	9	4,63	3,7	040
29. II.	12	6,17	4,4	010	3	1,54	1,8	160
1. III.	2	1,03	1,4	040	16	8,23	5,3	020
2. III.	13	6,69	4,7	020	8	4,12	3,4	030
3. III.	0	0	0	—	6	3,08	2,9	190
4. III.	1	0,51	0,8	030	5	2,57	2,5	240
Gesamt	6	3,12	2,6		7	3,70	3,1	
Tägliche mittlere Windstärke				6,73 kn	3,46 m/s			2,8 Bft

Die Windrichtung war um 8.00 Uhr an allen 13 Untersuchungstagen N–NNO, um 14.00 Uhr dagegen nur an 7 Tagen und statt dessen an 3 Tagen SSO–SSW, an einem Tag SW.

Als Tageshöchsttemperaturen wurden für die Luft zwischen 20° und 24° C gemessen, für das Wasser bis in 30 m Tiefe meist um 21° C und nur an besonders flachen Stellen des Riffdaches über Mittag bis zu 23° C. Auch diese Daten stimmen mit denen der jährlichen Mittelwerte gut überein (vgl. p. 249 f.).

Die Oberflächenströmung mit Geschwindigkeiten von etwa 2,7 cm/s (97,2 m/st) war vorwiegend südwärts gerichtet, die Tiefenströmung über dem Vorriff ab 10 m Tiefe dagegen meist nordwärts (vgl. Faltpfan Abb. 6). Die Seegangshöhe über dem Riffdach bzw. seewärts vor diesem wurde auf 0,05 bis 0,7 m geschätzt; das entspricht einer ruhigen bis mäßig bewegten See mit Seegangsstufen von 1 bis 4. Entsprechend dem meist gegen Mittag auffrischenden Wind nahm auch die Seegangshöhe um diese Zeit zu. Brandung und Rücklauf waren schwach bis mittelkräftig, und die Sichtweite unter Wasser betrug 15 bis 25 m.

Der Tidenhub schwankte zwischen 0,5 und 0,8 m, wobei das Hochwasser am ersten Untersuchungstag (21. Februar 1972) um 11.09 Uhr auflief. Da es im weiteren Untersuchungszeitraum täglich mit einer regelmäßigen Verspätung von 60 bis 90 min gegenüber dem Vortag eintraf, konnte der Untersuchungsstreifen in diesem Zeitraum sowohl bei Hochwasser wie auch bei Niedrigwasser beobachtet werden.

Beschreibung des 1. Untersuchungsabschnittes

Die nachfolgende topographische, strukturelle, hydrographische und faunistische Beschreibung des ausgewählten Ufersaumriffabschnittes (Abb. 6) unterscheidet als wich-

tigste Riffbereiche die Uferregion, das Riffdach mit einem überwiegend toten bzw. lebenden Anteil, die Riffkante und den Rifffhang sowie das Vorriff. Aus diesem erheben sich, dem Rifffhang vorgelagert, zwei isolierte Pfeiler bis unter die Wasseroberfläche, die in einem speziellen Abschnitt „Pfeilerzone“ zusammengefaßt werden (zu ihrer Entstehung vgl. pp. 343 und 345).

Eine wichtige Rolle für die Beschreibung des Untersuchungsabschnittes spielen die in Tabelle 6 zusammengestellten Angaben über die hier gesammelten oder beobachteten mehr als 200 Tier- und Pflanzenarten sowie ihre in den einzelnen Zonen ermittelte Häufigkeit. Sie dienen vor allem zur näheren Charakterisierung der Lebensbedingungen in diesen und helfen, die biologische Potenz der verschiedenen Rifffzonen zu verdeutlichen. Darauf wird in der Beschreibung noch mehrfach einzugehen sein, während die spezifischen Präferenzen einzelner Arten erst später diskutiert werden (vgl. pp. 325–332).

Uferregion

Die Uferregion umfaßt das Supralitoral, das Eulitoral (Gezeitenzone) und einen schmalen Streifen des obersten Sublitorals in Form eines Uferkanals. Dieser wird in die Uferregion miteinbezogen, da er gelegentlich bei extremem Niedrigwasser in Verbindung mit langanhaltenden Nordwinden trockenfallen kann. Die Uferregion ist 16 bis 20 m breit und entsprechend der Wasserbedeckungsdauer und der Substratverteilung unterschiedlich strukturiert und besiedelt:

Das *Supralitoral* zeigt je nach Kraft der gegen den Strand auflaufenden Wellen eine wechselnd breite Spritzwasserzone. Im allgemeinen wird sie nur von geringen Spritzwassermengen getroffen, da die Uferbrandung in dieser Region des Golfes, mit Ausnahme bei Südwind, meist nur ein schwaches Plätschern ist. Wahrscheinlich wird daher der Untergrund dieses Uferstreifens nicht genügend durchfeuchtet, um auch in seiner obersten Schicht ausreichende Lebensbedingungen für marine Tiere zu bieten. Die an vielen Stellen des Golfes im Supralitoral häufigen Krebse *Ocypode saratan* und *Coenobita scaevola* konnten nicht nachgewiesen werden. Insgesamt läßt sich die Spritzwasserzone des Supralitorals als eine Zone mineralischen Grobsandes, vermengt mit wenigen organogenen Anteilen, nur gelegentlicher Durchfeuchtung mit Spritzwasser und keinen bemerkbaren Lebensspuren bezeichnen.

Sie geht in das *obere Eulitoral* über, dessen obere Grenze von einem 0,3 bis 1 m breiten Spülsaum gebildet wird. Dieser Strandanwurf besteht aus einem Gemenge von derben Geröllen, meist zerbrochenen Schneckenschalen und abgerollten Korallenästchen sowie ausgebleichten Algenresten und vertrockneten Zweigstücken von Wüstensträuchern. Im oberen Eulitoral herrschen auf 3 bis 5 m Breite wiederum mineralische Bestandteile im Untergrund vor, nämlich ein Gemenge von grobkörnigem Sand, Kies und Geröll. Es stammt von Graniten mittel- bis grobkörniger Varietäten, Alkaligraniten, Gangfolgen wie Apliten und basischen Intrusivkörpern wie Dioriten. Dazu kommen noch effusive Anteile wie Rhyolith, Dacit, Andesit und Basalt (wegen Einzelheiten vgl. hierzu Abschnitt „Geologie und Petrographie“, p. 243 ff.). In diesen Mineralsand eingemengt sind verschiedenartige organogene Bestandteile wie Schalen von Foraminiferen, Schnecken und Muscheln, Gehäuse von Seepocken, Korall-

Tabelle 6
Ermittelte Häufigkeit von Flora und Invertebratenfauna in den einzelnen Zonen eines Ufer-
saumriffes südlich Aqaba

Zonen Arten ▽	Strandfelszone und Uferkanal	Abrasions- und Kraterzone	Mikroatollzone	Riffkante und Riffhang	Pfeilerzone		
					i	m	a
Algae							
Cyanophyta							
<i>Lyngbya aestuarii</i>		■				
Chlorophyta							
<i>Enteromorpha (clathrata?)</i>	■					
<i>Halimeda tuna</i>		■		■	
<i>Ulva lactuca</i>	■						
Phaeophyta							
<i>Colpomenia sinuosa</i>		■		■		
<i>Ectocarpaceae, unbest. Art</i>		■	■	■	■		
<i>Hydroclathrus clathratus</i>		■		■	
<i>Padina pavonica</i>		■				
<i>Pocockiella variegata</i>		■				
<i>Turbinaria etatensis</i>		■				
Rhodophyta							
<i>Galaxaura lepidescens</i>		■	■				
<i>Liagora (turneri?)</i>		■	■				
<i>Lithothamnion (Porolithon?) sp.</i>		■	■	■	■	
Angiospermae, Potamogetonaceae							
<i>Halophila stipulacea</i>						■	■
Gesamtartenzahl Flora: (14)	5	11	11	4	7	6	
Porifera							
<i>Siphonochalina siphonella</i>			
Cnidaria - Hydroidea							
<i>Gymnangium eximium</i>				■		
<i>Millepora dichotoma</i>				■	■		
<i>Millepora exaesa</i>	
<i>Millepora platyphylla</i>				
Artenzahl Hydroidea:	—	1	2	4	4	1	

..... = Einzelfund - - - - = verstreut ■ = häufig ■ = sehr häufig, oft
 aspektbestimmend ■ = massenhaft, aspektbeherrschend ■ = Leitarten
 Pfeilerzone: i = Porites-Stock m = Mittelpfeiler a = Außenpfeiler

Tabelle 6 (1. Fortsetzung)

Zonen Arten ▽	Strandfelszone und Uferkanal	Abrasions- und Kraterzone	Mikroatlzone	Riffkante und Riffhang	Pfeilerzone		
					i	m	a
					Vorriff		
Cnidaria-Hexacorallia-Actiniaria							
<i>Bolocerooides mc murrichi</i>			-----
<i>Cryptodendrum adhesivum</i>			
<i>Gyrostoma helianthus</i>		-----	-----		
<i>Gyrostoma quadricolor</i>		-----	-----		
<i>Megalactis hemprichi</i>						
<i>Radianthus koseirensis</i>		-----
<i>Triactis producta</i>				-----		-----
Artenzahl Actiniaria:	—	3	4	5	5		
Cnidaria-Hexacorallia-Zoantharia							
<i>Palythoa (mammillata?)</i>				-----		
Cnidaria-Hexacorallia-Madreporaria							
<i>Acropora corymbosa</i>			
<i>Acropora eurystoma</i>			
<i>Acropora hemprichi</i>				-----		-----
<i>Acropora humilis</i>			
<i>Acropora scandens</i>				-----		-----
<i>Acropora squarrosa</i>				-----			-----
<i>Acropora variabilis</i>			-----	-----		-----
<i>Alveopora daedalea</i>						
<i>Astreopora myriophthalma</i>			
<i>Balanophyllia gemmifera</i>				-----		
<i>Coscinarea monile</i>						
<i>Cyphastrea chalcidicum</i>						
<i>Cyphastrea microphthalma</i>						
<i>Echinophyllia aspera</i>						
<i>Echinopora gemmacea</i>				-----		
<i>Favia laxa</i>			-----			-----
<i>Favia matthai</i>						
<i>Favia pallida</i>		-----	-----	-----		-----
<i>Favia speciosa</i> u. sp.					-----
<i>Favites abdita</i>		-----	-----	-----			-----
<i>Favites chinensis</i>		-----	-----	-----		
<i>Favites complanata</i>		-----	-----	-----		-----
<i>Favites pentagona</i>		-----	-----			-----
<i>Fungia fungites</i>		-----	-----		-----
<i>Fungia granulosa</i>			-----	-----		-----
<i>Fungia scutaria</i> u. sp.					-----

Tabelle 6 (2. Fortsetzung)

Zonen \triangleright Arten \triangleleft	Strandfelszone und Uferkanal	Abrasions- und Kraferzone	Mikroatollzone	Riffkante und Riffhang	Pfeilerzone		
					i	m	a
						Vorriff	
Cnidaria - Madreporaria, Fortsetzung							
<i>Galaxea fascicularis</i>				
<i>Goniastrea pectinata</i>		-----		
<i>Goniastrea retiformis</i>		
<i>Goniopora planulata</i>				
<i>Goniopora sp.</i>				
<i>Gyrosmitia interrupta</i>				
<i>Herpolitha limax</i>				
<i>Hydnophora exesa</i>				
<i>Hydnophora microconos</i>				
<i>Leptastrea solida</i>				
<i>Leptastrea transversa</i>				
<i>Lobophyllia corymbosa</i>				-----		
<i>Lobophyllia hemprichi</i>				
<i>Montipora effusa</i>				
<i>Montipora erytraea</i>				
<i>Montipora granulata</i>			
<i>Montipora meandrina</i>				
<i>Montipora monasteriata</i>				
<i>Montipora stylosa</i>				
<i>Montipora tuberculosa</i>				
<i>Mycedium tubifex</i>				
<i>Pachyseris speciosa/rugosa (?)</i>				
<i>Pavona danae (?)</i>				-----		
<i>Platygyra lamellina</i>		
<i>Pterogyra sinuosa</i>				
<i>Pocillopora danae</i>				-----	
<i>Pocillopora hemprichi</i>			
<i>Porites lutea u. sp.</i>		-----	-----	
<i>Porites solida</i>				
<i>Porites somaliensis</i>				
<i>Seriatopora angulata</i>				
<i>Seriatopora caliendrum</i>				
<i>Stylophora pistillata</i>		-----		-----		
<i>Tubastrea (Dendrophyllia) micrantha</i>				-----		
<i>Turbinaria (mesenterina ?)</i>				
Artenzahl Madreporaria:	—	11	15	38	19	59	
Gesamtartenzahl Hexacorallia:	—	14	19	44	24	67	

Tabelle 6 (3. Fortsetzung)

Zonen ▽ Arten ▽	Strandfelszone und Uferkanal	Abrasions- und Kraferzone	Mikroatollzone	Riffkante und Riffhang	Pfeilerzone		
					i	m	a
							Vorriff
Cnidaria - Octocorallia - Alcyonaria							
<i>Cladiella pachyclados</i>		•	—				
<i>Dendronephthya hemprichi</i> u. sp.			
<i>Heteroxenia fuscescens</i>							•
<i>Litophyton arboreum</i>		•	•	—		—
<i>Parerythropodium fulvum</i>	
<i>Sarcophyton glaucum</i>	
<i>Sinularia gardineri</i>	
<i>Sinularia leptoclados</i>						•
<i>Sinularia polydactyla</i>		•	—	—	
<i>Tubipora musica</i>	
<i>Xenia macrospiculata</i>	
<i>Xenia mayi</i>	
<i>Xenia</i> sp.							•
Cnidaria - Octocorallia - Gorgonaria							
<i>Acabaria pulchra</i>			—				
Artenzahl Octocorallia :	—	8	9	6	5		11
Gesamtartenzahl Anthozoa :	—	22	28	50	29		78
Annelida - Polychaeta - Errantia							
<i>Eupolymnia nebulosa</i>		
Annelida - Polychaeta - Sedentaria							
<i>Salmacina dysteri</i>			
<i>Sabellastarte indica</i>			
<i>Spirobranchus giganteus</i>			
Gesamtartenzahl Annelida :	—	—	2	4	3		4
Crustacea - Cirripedia							
<i>Tetraclita squamosa</i>	•						
Crustacea - Decapoda							
<i>Alpheus pacificus</i> u. sp.	
<i>Alpheus sublucanus</i>			
<i>Clibanarius signatus</i>	•
<i>Cryptochirus coralliodytes</i> u. sp.			
<i>Dardanus lagopodes</i>	
<i>Dardanus tinctor</i>			
<i>Grapsus albolineatus</i>	
<i>Harpillopsis depressus</i>			
<i>Hippa picta</i>
<i>Panulirus</i> sp.			

Tabelle 6 (4. Fortsetzung)

Zonen Arten ▽	Strandfelsen- und Uferkanal	Abrasions- und Kraferzone	Mikroatollzone	Riffkante und Riffrang	Pfeilerzone i m a	Vorriff
Crustacea - Decapoda, Fortsetzung <i>Stenopus hispidus</i> <i>Tegallia glaberrima</i> <i>Trapezia</i> sp.			-----	-----	-----	-----
Gesamtartenzahl Crustacea:	3	4	8	10	9	9
Mollusca - Placophora						
<i>Acanthopleura haddoni</i>	-----					
Mollusca - Gastropoda - Prosobranchia						
<i>Cellana rota</i>	-----					
<i>Cerithium caeruleum</i>	-----	-----			-----	
<i>Cerithium erythraeonense</i>		-----		-----		
<i>Clanculus pharaonis</i>		-----				
<i>Conus striatus</i>		-----				
<i>Conus sumatrensis</i>		-----				-----
<i>Conus tessulatus</i>		-----				
<i>Cymatium pileare</i>		-----				
<i>Darioconus textile</i>		-----				
<i>Drupa horrida</i>		-----				
<i>Engina mendicaria</i>	-----	-----			-----	
<i>Fasciolaria trapezium</i>		-----				
<i>Fusus polygonoides</i>		-----		-----		
<i>Gena varia</i>	-----	-----				
<i>Haliotis pustulata</i>		-----				
<i>Harpa minor</i>		-----				-----
<i>Lambis truncata sebae</i>		-----				
<i>Lathyrus turritus</i>		-----		-----	-----	
<i>Nodilittorina millegrana</i>	-----					
<i>Mauritia arabica grayana</i>		-----				
<i>Morula granulata</i>	-----	-----				
<i>Murex ramosus</i>		-----		-----		
<i>Nassarius</i> sp.		-----				
<i>Nerita polita</i>	-----	-----				
<i>Nerita sanguinolenta</i>	-----					
<i>Polynices melanostoma</i>		-----				
<i>Puncticulis (Conus) arenatus</i>		-----				
<i>Pusia</i> sp.		-----		-----		
<i>Serpulorbis inopertus</i>		-----				
<i>Strombus gibberulus albus</i>		-----				-----
<i>Strombus mutabilis</i>	-----	-----				

Tabelle 6 (5. Fortsetzung)

Zonen \triangleright Arten \triangleleft	Strandfelszone und Uferkanal	Abrasions- und Kraterzone	Mikrotafllzone	Riffkante und Rifflhang	Pfeilerzone i m a	Vorriff
Mollusca - Prosobranchia, Fortsetzg.						
<i>Strombus tricornis</i>					
<i>Trochus dentatus</i>		-----			-----	
<i>Trochus erythraeus</i>		=====			-----	
<i>Trochus maculatus</i>					
<i>Turbo radiatus</i>		-----				
<i>Vermetus maximus</i>			-----	=====	---	
<i>Virgiconus flavidus</i>		-----				
Mollusca - Gastropoda - Opisthobranchia						
<i>Casella obsoleta</i>					
<i>Chelidonura inornata</i>					
<i>Chromodoris quadricolor</i>			
<i>Solidula affinis</i>					
Artenzahl Gastropoda:	9	32	31	12	11	12
Mollusca - Bivalvia						
<i>Arca lacerata</i>					
<i>Chama sp.</i>		=====				
<i>Modiolus auricularia</i>	-----				
<i>Pecten sp.</i>					
<i>Pedum sp.</i>					---	-----
<i>Pinctada margaritifera</i>			
<i>Pteria egyptiaca</i>				-----	
<i>Spondylus gaederopus</i>			
<i>Tridacna squamosa</i>		=====		
Artenzahl Bivalvia:	1	5	3	6	4	7
Mollusca - Cephalopoda						
<i>Octopus horridus</i>					---	
Gesamtartenzahl Mollusca:	11	37	34	18	16	19
Echinodermata - Crinoidea						
<i>Capillaster multiradiatus</i>						-----
<i>Decametra chadwicki</i>						-----
<i>Heterometra savignii</i>					
<i>Lamprometra klunzingeri</i>				=====	---	
<i>Oligometra serripinna</i>					
Artenzahl Crinoidea:	—	—	—	1	2	3
Echinodermata - Holothuroidea						
<i>Halodeima atra</i>				
<i>Halodeima edulis</i>					

Tabelle 6 (6. Fortsetzung)

Zonen▷ Arten ▽	Strandfelszone und Uferkanal	Abrasions- und Kraferzone	Mikroatollzone	Riffkante und Riffhang	Pfeilerzone			Vorriff
					i	m	a	
Echinodermata - Echinoidea								
<i>Diadema setosum</i>				---	
<i>Echinometra mathaei</i>				---	
<i>Echinotrix calamaris</i>		
<i>Eucidaris metularia</i>		-----
<i>Heterocentrotus mammillatus</i>		
<i>Microcyphus rousseaui</i>		
<i>Phyllacanthus imperialis</i>		-----		
<i>Prionocidaris baculosa</i>		-----			
<i>Tripneustes gratilla</i>		-----	-----	-----		
Artenzahl Echinoidea:	—	3	7	9	4		4	
Echinodermata - Ophiuroidea								
<i>Astroboa nuda</i>				---		
<i>Ophiocoma pica</i>				
<i>Ophiocoma scolopendrina</i>		-----	-----	-----			
<i>Ophiocoma valenciae</i>			-----			
Artenzahl Ophiuroidea:	—	1	2	4	2		3	
Echinodermata - Asteroidea								
<i>Asterina burtoni</i>			-----	-----			
<i>Choriaster granulatus</i>			-----	-----			
<i>Gomophia egyptica</i>			-----	-----			
<i>Fromia ghardaqana</i>			-----	-----			
<i>Linckia multiflora</i>			-----	-----			
Artenzahl Asteroidea:	—	—	2	3	1		5	
Gesamtartenzahl Echinodermata:	—	5	12	17	9		16	
Tunicata - Ascidea								
<i>Botrylloides (magnicoecum ?)</i>				
<i>Botrylloides nigrum</i>				
<i>Cnemidocarpa margaritifera</i>				
<i>Polyandrocarpa hartmeyeri</i>				
Artenzahl Tunicata:	—	—	—	3	—		3	
Gesamtartenzahl Fauna : (188)	14	69	86	107	71		131	
Gesamtartenzahl Flora u. Fauna:	19	80	97	111	78		137	

..... = Einzelfund ----- = verstreut ----- = häufig ----- = sehr häufig, oft
 aspektbestimmend ----- = massenhaft, aspektbeherrschend ----- = Leitarten
 Pfeilerzone: i = Porites-Stock m = Mittelpfeiler a = Außenpfeiler

lenbruchstücke und Zerreibsel von Kalkalgen, vor allem von *Halimeda*-Blättchen, sowie organogene Kalksande als fortgeschrittene Abbaustufe der vorgenannten Bestandteile. Da sich die Windwellen in diesem oberen Gezeitenstreifen nur selten zu einer starken Brandung entwickeln, werden die feineren, von der Wasserbewegung auf den Strand geworfenen Kalksande durch die ständigen Rücklaufströme wieder in das ufernahe Rifdach zurückgespült. Dabei bleiben vorwiegend nur die grobkörnigen und schwereren Mineralsande auf dem Strandhang liegen. Dieser Bereich wird zweimal täglich vom Hochwasser bedeckt und bietet *Hippa picta*, einem in Sand und feinem Kies grabenden Anomuren mit stark abgerundetem Carapax, geeignete Lebensbedingungen. Er wird daher biophysigraphisch als *Hippa picta*-Zone bezeichnet. Die eigentliche Sandlückenfauna wurde jedoch noch nicht untersucht.

An die Grobsandzone des obersten Eulitorals schließt sich seewärts ein bis zu 2 m breiter Streifen an, dessen grobe Gerölle wegen ihres höheren Gewichtes von normal starker Wasserbewegung nicht so weit transportiert werden. Sie bilden daher ein etwas tiefer gelegenes Geröllpflaster, das auch schwere Bruchstücke von *Tridacna*-Schalen und Korallenstöcken enthält und mit Mineralsand ausgefugt ist. Ein Teil dieses Pflasters ist durch Ausfällung von Kalk aus dem Küstengrundwasser als Konglomeratstrandfels verfestigt und leitet damit die seewärts gelegene Strandfelszone ein (Abb. 4a und 6). Ihre 3 bis 4 gegen das Wasser hin leicht geneigten Platten überlagern sich mit Abständen von 2 bis 5 m und bilden dabei gegen das Land zu niedrige Steilstufen von 5 bis 20 cm Höhe, die möglicherweise durch Schwankungen des Wasserspiegels entstandene Strandlinien früherer Küstenverläufe markieren (vgl. auch p. 245): Die im Bereich des Geröllpflasters gelegene oberste Platte aus grobem Konglomeratstrandfels wird seewärts nach 2 m von einer 2–5 m breiten weiteren Platte überlagert. Sie beginnt mit einem schmalen Streifen aus feinkörnigem, sog. „reinem“ Strandfels, der aber gegen das Wasser hin mehr und mehr mit grobem Geröll verbacken und vor der nächsten Stufe zusätzlich mit Feingeröll bedeckt ist. Vor allem die höher gelegenen Teile dieser Platte sind durch Spalten und Risse in Teilstücke mit uferparalleler Ausrichtung zergliedert, während an ihrer unteren Grenze zur dritten Platte, infolge von Rillen- und Wannenbildungen stark mäandrierend, die mittlere Hochwasserlinie verläuft. Diese schon zum mittleren Eulitoral gehörende Region wird von einigen Schneckenarten bewohnt, unter denen vor allem zahlreiche *Nodilittorina millegrana* und etwas tiefer *Nerita polita* auffallen.

Die mittlere und untere Gezeitenzone sind bereits überwiegend mit Wasser bedeckt und die hier liegende dritte Strandfelsplatte daher auch stärker zerklüftet als die beiden anderen (Abb. 4a). In ihren Rinnen fließt das Wasser der schwachen Rücklaufströme seewärts ab. Diese Platte, deren landseitiger Streifen ein grobkörnigeres Konglomerat zeigt als auf der Seeseite, setzt sich hier noch über die Niedrigwasserlinie hinaus fort und bildet auch den Untergrund des anschließenden Uferkanals. Zwischen mittlerer Hochwasserlinie und Niedrigwasserlinie erstreckt sich ein Bereich, der nur noch für kurze Zeit trockenfällt und in den eingetieften Wannen, Löchern und Rillen seiner durch Erosion ausgewaschenen Oberfläche ständig Wasser führt. Darin finden sich dicke Lagen der beiden Grünalgen *Enteromorpha clathrata* und *Ulva lactuca*, die wenigstens zur Untersuchungszeit im zeitigen Frühjahr das optische Bild dieser *Enteromorpha*-Zone prägten, wobei aber erhöhte Flächen

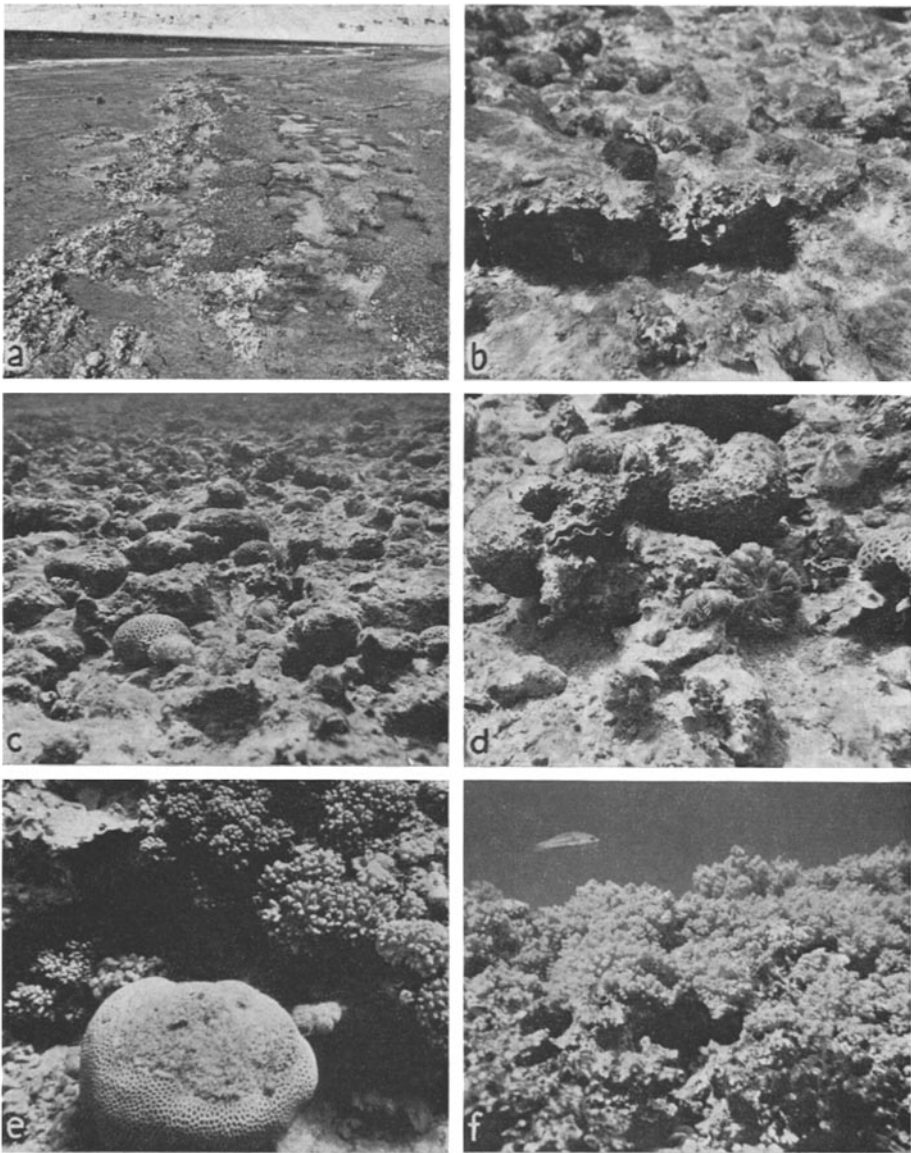


Abb. 4: Ausschnitte aus dem Ufersaumriff – I: (a) Strandfelsregion mit flach-wannenförmigen Einsenkungen (rechts) und *Tetracrita squamosa*-Barrieren (links); (b) Abrasionszone des weitgehend eingeebneten, ufernahen Riffdaches mit *Tripneustes gratilla* auf dessen Oberfläche und *Echinometra mathaei* in der Schattenspalte; (c) Kraterzone mit überwiegend abgestorbenen und einigen lebenden Faviiden; (d) Ausschnitt aus der Kraterzone mit junger *Tridacna squamosa*, Xeniiden und *Tripneustes gratilla* auf toten Faviiden; (e) kleines Mikroatoll von *Goniastrea pectinata*, umgeben von *Simularia leptoclados*, in der Übergangszone zum lebenden Riffdach; (f) dichter Bestand von *Litophyton arboreum* auf dem lebenden Riffdach nahe der Riffkante

dieser Platte nur einen zarten Algenüberzug aufwiesen. In den wasserführenden Wannenn tritt neben den Grünalgen vereinzelt auch die Braunalge *Padina pavonica* auf, während die Fauna hauptsächlich durch Schnecken wie *Cellana rota*, *Gena varia* und *Nerita sanguinolenta* repräsentiert wird. In sandigen Einsenkungen haften an kleinen losen Steinchen Muscheln der Art *Modiolus auricularia*.

Das unterste Eulitoral mit der längsten Wasserbedeckung der Gezeitenzone bilden auffallende, zum Strandverlauf parallel ziehende und bis 0,3 m hohe Erhebungen aus Strandfels mit aufsitzenden Siedlungen des Cirripediers *Tetraclita squamosa* (Abb. 4a und 6). Die Entstehung dieser Rippen geht auf *Tetraclita*-Gehäuse zurück, die zusammen mit dazwischen abgelagerten Sedimenten in den Strandfels eingebunden wurden. Auf Lagen jüngerer, noch nicht „fossilisierter“ Gehäuse sitzen schließlich die noch lebenden Balaniden auf. In zwei nahezu lückenlosen Reihen sperren ihre Barrieren die oben erwähnten Wannenn voller Grünalgen nach außen hin ab und bilden dabei eine *Tetraclita*-Zone. Auf und zwischen den Balaniden-Gehäusen haften in Form und Farbe hervorragend getarnte Käferschnecken der Art *Acanthopleura haddoni*.

Zur Uferregion zählt nach seiner Entstehung und dem Substrat nach auch der 0,1 bis 0,3 m tiefe Uferkanal, der fast immer mit Wasser bedeckt ist und nur selten trockenfällt. Die in der Riffterminologie für diesen ufernächsten Abschnitt des obersten Sublitorals gebräuchliche Bezeichnung „Kanal“ erscheint im vorliegenden Beispiel etwas irreführend, da dieser ebenso seicht wie das anschließende Riffdach ist und nur eine geringe Uferlängsströmung aufweist. Bei Riffen mit normalerweise starker Uferbrandung werden dagegen das von den Windwellen auf das Riffdach geschobene Wasser und die vom Strand abfließenden Rücklaufströme der Brandung in einem deutlich vertieften Kanal längs des Ufers abgeführt. Hier aber ist der Uferkanal vom unmittelbar benachbarten Riffdach nur durch seinen Untergrund zu unterscheiden, der aus Konglomeratstrandfels besteht und der gleichen Platte wie die *Tetraclita*-Barrieren angehört. Er ist durchweg mit feinem Kalkmulm bedeckt, der von den schwächer werdenden Windwellen abgelagert oder vom Brandungsrücklauf aus der Gezeitenzone eingeschwemmt wurde. Flora und Fauna treten im Uferkanal nur wenig auffällig in Erscheinung: Seine Oberfläche ist nur mit einem Filz der Blualge *Lyngbya aestuarii* und dazwischen mit einzelnen Braunalgen, vor allem *Padina pavonica* und *Colpomenia sinuosa*, bedeckt, die diesen Bereich als *Padina-Colpomenia*-Zone kennzeichnen. In den wenigen schmalen Spalten des Untergrundes leben dagegen Schlangensterne der Art *Ophiocoma scolopendrina*.

In Tabelle 7 werden nochmals die wichtigsten Fakten zur Unterteilung, Struktur, Substrat, Wasserbewegung, Beleuchtung, Besiedlung und biophysigraphischen Zonierung der Uferregion zusammengefaßt. Dabei bedeuten die eingeklammerten Zahlen unter Abschnitt „Besiedlung“ unsere Gesamtfunde zu Fauna und Flora und die übrigen Zahlen die jeweils in den einzelnen Teilzonen festgestellten Arten. Diese Regelung gilt im gleichen Sinne auch für die Tabellen 8–11 und 14–19.

Tabelle 7

Ufersaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung der Uferregion

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m				
Supralitoral (Spritzwasser- Zone) wechselnd	Oberes 5-7 m	Mittleres Eulitoral (Gezeitenzone) 2-4 m	Unteres 2-4 m	Oberstes Sublitoral 2-3 (0,3) m
Strukturzonen				
Grobsand- zone Spülsaum	Geröll- pflasterzone	Strandfelszone <i>Tetraclita</i> - Barrieren		Uferkanal
Substratzonen mit Herkunft				
mineralischer Grobsand und Geröll, dazu organogene Anteile Granite, Aplite, Diorite; Rhyolith, Dacit, Andesit, Basalt; tierische Schalen, Kalkalgen, Korallen		reiner und Konglomeratstrandfels in 3 sich überlagernden Platten mineralische und organogene Sande mit Geröllen und Schalen durch Kalkausfällung		Kalkschlamm verfestigt organogener Mulm
Wasserbewegungs zonen mit Bedeckungsdauer				
Spritzzone der Uferbrandung	äußere Brandungszone der Uferbrandung	innere Brandungszone der Uferbrandung		
	regelmäßige, 2x täglich wechselnde kürzere bis längere Überflutung durch Gezeiten	Ebbetümpel		fast ständige Bedeckung, periodisch trockenfallend
regelmäßige sehr geringe Durchfeuchtung	mit den Gezeiten auflaufende oder rückweichende Brandung und Brandungsrücklauf senkrecht zum Ufer bzw. schräg von diesem			Windwellen, Rücklauf, Uferlängsströmung
Spritzer je nach Stärke der Brandung	überwiegend Vertikaloszillation mit schwacher Wasserturbulenz			Vertikaloszillation und seitliche Versetzung
Beleuchtungsintensität				
Starklichtzone mit Beleuchtungsstärken von 100 % oder fast 100 % des vollen Tageslichtes, nur im Uferkanal bis etwa 80 %				
Biophysigraphische Zonen				
	<i>Hippa picta</i> - Zone	<i>Enteromorpha</i> - Zone	<i>Tetraclita</i> - Zone	<i>Colpomenia-Padina</i> - Zone
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)				
	<i>Nodilittorina millegrana</i> , <i>Cellana rota</i> , <i>Gena varia</i> , <i>Lyngbyia aestuarii</i> , <i>Nerita polita</i> , <i>N. sanguinolenta</i> , <i>Ophiocoma scolopendrina</i> , <i>Ulva lactuca</i> , <i>Acanthopleura haddoni</i>			
Flora (5)		2	1	5
Fauna (14)	1	2 4	11	9

Riffdach (Riffplattform)

Der Uferkanal, im vorliegenden Beispiel kaum als solcher hervortretend, geht mit vor- und zurückspringender Grenze, sonst aber ohne auffallende Unterschiede in die Riffplattform als die Oberfläche des Riffdaches über. Lediglich der Untergrund wird statt von Konglomeratstrandfels nunmehr von Korallenkalk gebildet und zeigt die ersten, fast noch unkenntlichen Reste von Korallenstöcken. Von wenigen kleinen Mulden und Spalten abgesehen, ist seine Oberfläche nahezu ebenso weit eingeebnet wie der Strandfels des Uferkanals und auch wie dieser von einem Filz aus feinem Kalksand-schlamm und Blaualgen überzogen. Jedoch kommen nun schon vermehrt Braunalgen wie *Colpomenia sinuosa* und *Padina pavonica* sowie Rotalgen der Arten *Liagora turneri* und *Galaxaura lepidescens* hinzu. In dieser versteckarmen „A b r a s i o n s z o n e“ (Abb. 4b) fehlen größere Tiere, nur Detritus und Algen abweidende Schnecken wie *Engina mendicaria* und *Morula granulata* sind weiterhin häufig. Ebenso reichlich finden sich freilich von Einsiedlerkrebsen wie *Clibanarius signatus* und jungen *Dardanus* hierher verschleppte Gehäuse von *Strombus mutabilis*. Die spärlichen Nischen und Ritzen sind von *Ophiocoma scolopendrina* bewohnt und tagsüber auch von halb ausgewachsenen Exemplaren des nachtaktiven Seeigels *Echinometra mathaei* (Abb. 4b).

Bei etwa 10 m Entfernung von der Niedrigwassergrenze wird der Untergrund deutlich unebener als bisher. Die mulden- und kraterförmigen Vertiefungen sind zunächst noch flach und weitgehend mit losem Sand gefüllt, nehmen aber seewärts an Umfang, Tiefe und Anzahl zu („K r a t e r z o n e“, Abb. 4c). Auf den erhöhten Flächen zwischen den Mulden findet sich ein feinsandiger Belag nur dort, wo er durch eine kurzfädige Braunalge (Ectocarpaceae?) verfestigt ist. Der Wasseraustausch in diesem etwa 25 m breiten und 0,3 bis 0,6 m tiefen Streifen ist infolge der kräftigeren Windwellen und Brandungsrestwellen gegenüber dem ufernächsten Bereich erhöht. Die Tagesschwankungen der Wassertemperatur sind dagegen geringer und die Beleuchtungsstärke infolge der stärkeren Bewegung, Trübung und größeren Tiefe des Wassers auf fast die Hälfte des vollen Tageslichtes herabgesetzt. Vor allem der ausreichende Wasseraustausch und die vermehrten Versteckmöglichkeiten führen zu einer vielfältigen Besiedlung dieses Abschnittes durch sessile und mobile Arten.

Unter den Algen sind zunächst die Rotalgen *Liagora turneri* und *Galaxaura lepidescens* auffallend, während sie weiter gegen die Riffkante hin unter der Vielfalt anderer Arten nicht mehr hervortreten. Weiter seewärts kommen auch noch die aufragenden Kolonien der Braunalge *Turbinaria elatensis* hinzu, während andere in Ufernähe noch häufige Arten wie *Colpomenia sinuosa*, *Padina pavonica* und *Hydroclathrus clathratus* nunmehr an Zahl stark abnehmen. Erstmals gewinnen hier auch *Lithothamnion*-Arten, die durch ihre krustenförmigen Kalkabscheidungen zur Strukturierung und Verfestigung des Bodens beitragen, an Bedeutung. Eine ähnliche Rolle spielen nun auch schon einige Milleporiden- und Korallenarten: *Millepora exaesa*, *Stylophora pistillata*, *Favia fava*, *Goniastrea pectinata*, *Favites abdita* und *Porites lutea* treten freilich noch sehr vereinzelt und dann auch stets mit überwiegend abgestorbenen Kolonien auf (Abb. 4c). Mit Ausnahme von *Stylophora* sind es massig wachsende Formen, die hauptsächlich an den Kraterrändern sitzen. Daneben kommt eine auf dem Riffdach verbreitete Aktinie, *Radianthus koseirensis*, in verschiedenen Farbmustern vor, während die

ersten Weichkorallen durch noch sehr verstreute niedrige Polster von *Cladiella pachyclados* und kleine Kolonien von *Xenia macrospiculata* vertreten sind (Abb. 4d).

Von den mobilen Arten erreichen mehrere Gastropoden-Arten in diesem Abschnitt des Riffdaches ihr Individuenmaximum, unter ihnen *Haliotis pustulata*, *Trochus erythraeus*, *Clanculus pharaonis*, *Gena varia*, *Strombus gibberulus albus*, *S. mutabilis*, *Cerithium erythraeonense*, *C. caeruleum*, *Engina mendicaria*, *Drupa horrida*, *Morula granulata*, *Fusus polygonoides*, *Lathyrus turritus*, *Virgiconus flavidus* und *Serpulorbis inopertus*. Offensichtlich bietet diese Zone für die Pflanzen- und Detritusfresser, Filtrierer und Räuber unter den Schnecken reichlich Nahrung. Dabei sind Mollusken wiederum häufigste Opfer der räuberischen Schnecken. Unter den Echinodermen ist der Seeigel *Echinometra mathaei* so gemein, daß er als Leitart für den ufernahen Abschnitt der Riffplattform gelten kann. Dieser Bereich wird daher als *Echinometra mathaei*-Zone bezeichnet. Erst weiter seewärts wird sie von der *Tripneustes gratilla*-Zone abgelöst. Der buntstachelige *Tripneustes* ist vielleicht nicht zahlreicher als *Echinometra*, aber auf jeden Fall auffälliger (Abb. 4d). Dieser Eindruck wird noch durch die unterschiedliche Lebensweise der beiden Arten unterstützt: Während nämlich *Tripneustes* tagaktiv ist und in einer Dichte von etwa 3–4 Individuen pro m² vor allem erhöhte Teile der Oberfläche abweidet, ruht *Echinometra* tagsüber in Verstecken unter Kraterändern oder in Höhlungen. *Ophiocoma scolopendrina*, der in Ufernähe Versteckmöglichkeiten nur in kleinen Spalten des Untergrundes fand, sitzt hier auch zwischen Korallenästen und in anderen Schlupfwinkeln. Trotz dieser und anderer Sekundärbesiedler, von denen nicht weniger als 11 Algenarten und ungefähr 69 Tierarten festgestellt wurden, muß der bisher beschriebene Abschnitt des Riffdaches mit seiner ufernäheren „Abrasionszone“ und der seewärts anschließenden „Kraterzone“ zum sog. „t o t e n R i f f d a c h“ gerechnet werden (Abb. 4b–d). Sein Anteil an strukturbildenden lebenden Korallen ist nämlich noch sehr gering und wird von den Flächen toten Korallenfelsbodens weit übertroffen. Der entscheidende Einfluß des Wasseraustausches für die Grenzziehung zwischen lebender und toter Riffzone und ihre Verschiebungen wird später noch ausführlich diskutiert (vgl. p. 339 f.).

Erst auf den nächsten 12 m ändert sich das Verhältnis zwischen den Flächenanteilen toter und lebender Korallen allmählich zugunsten der letzteren, so daß sich nun von einer Übergangszone zwischen totem und lebendem Riffdach sprechen läßt (Abb. 4d und e). Verantwortlich für diese Veränderungen sind vor allem die der hydrographischen Bedingungen: Die Riffkante mit ihrem gelegentlich zerstörenden Brandungsdruck ist von den Grenzen dieser Zone noch ungefähr 15 m entfernt; schädigende Auswirkungen können deren Bewohner also nicht treffen. Dagegen kommen diese in den Genuß eines erhöhten Wasseraustausches mit dem Nutzeffekt eines fast immer kräftig bewegten und daher mit Sauerstoff stärker angereicherten Wassers. Auch eine rasche Nahrungszufuhr sowie ein frühzeitiger Abtransport schädlicher CO₂-Ansammlungen und störender Sedimente sind hier gewährleistet. Die Beleuchtungsstärke entspricht mit 50 bis 65 % des vollen Tageslichtes praktisch der über dem ganzen Riffdach: Die Verminderung des ins Wasser eindringenden Lichtanteiles infolge stärkerer Reflexion der lebhafter bewegten Wasseroberfläche wird durch die größere Lichtdurchlässigkeit des kaum mehr getrübbten Wassers ausgeglichen. Insgesamt kann das ganze Riffdach als vollbelichtet gelten; es zeigt auch nur geringfügige Schat-

tenbereiche, nämlich unter vorkragenden Kraterrändern und unter dichterem Algen- und Weichkorallenbewuchs.

Trotz einer Wassertiefe von 0,5 bis 0,8 m fällt auch noch dieser Riffdachabschnitt bei extremem Niedrigwasser und langanhaltenden Nordwinden gelegentlich so weit trocken, daß die zentralen Kuppen massig wachsender Korallenarten wie *Favia*, *Favites* und *Goniastrea* absterben und nur die ständig untergetauchten Ränder der Kolonie weiterwachsen können. Wenn dann die abgestorbenen Kuppen durch Wasserabrasion eingeebnet werden, entstehen ringförmige Kolonien, die zur Bezeichnung „Mikroatoll“ Anlaß gaben. Sie bestimmen das optische Bild dieses Abschnittes so sehr, daß er sich durchaus als „Mikroatollzone“ kennzeichnen läßt (Abb. 4e). Daneben fallen die Braunalge *Turbinaria elatensis* und die kalkabscheidenden Rotalgen auf. Durch die Tätigkeit der letzteren gewinnt die Riffoberfläche eine unruhigere Struktur als im toten Riffdach: Einerseits bilden die *Lithothamnion*- und *Porolithon*-Arten selbst unebene Krusten, andererseits verbacken sie auch noch Korallentrümmer, Molluskenschalen und anderes Geröll mit dem Untergrund. Die Artenzahl der hier gefundenen Tiere ist weiter gestiegen: Neben verschiedenen Hydro- und Steinkorallen finden sich nunmehr auch größere, freilich noch nicht zusammenhängende Bestände von Weichkorallen wie *Sinularia leptoclados*, *Cladiella pachyclados* und *Xenia macrospiculata*, daneben auch einzelne Kolonien von *Sarcophyton glaucum* und in Höhlungen unter Kraterrändern die Gorgonarie *Acabaria pulchra*. Juvenile Exemplare von *Tridacna squamosa* mit 3 bis 12 cm Länge, die in den ufernäheren Abschnitten der Riffplattform höchstens sehr verstreut aufzufinden waren, sind nun recht zahlreich. Daher kann die bisherige *Tripneustes gratilla*-Zone zu einer *Tripneustes-Tridacna*-Zone erweitert werden. Auch der Seeigel *Diadema setosum* findet in diesem an Verstecken so reichen Gelände genügend Unterschlupfmöglichkeiten.

Der letzte, ungefähr 10 m breite Abschnitt vor der Riffkante ist bei einer Tiefe von 0,4 bis 1 m ständig mit Wasser bedeckt und bildet wegen des deutlichen Vorherrschens lebender Korallen das sog. „lebende Riffdach“ (Abb. 4e und f; zur genauen Definition vgl. p. 339 f.). Zahl und Umfang der massig wachsenden Steinkorallenkolonien nehmen zunächst noch zu, um bei etwa 5 bis 7 m Abstand von der Riffkante wieder stärker zurückzutreten und erst an dieser erneut zu dominieren. An ihre Stelle treten auf diesem äußersten Streifen von 5 bis 7 m Ausdehnung erst zahlreiche Gebüsche und Trupps verschiedener Weichkorallen, die bald zu umfangreichen Beständen werden (Abb. 4f). Vor allem *Litophyton arboreum*, *Cladiella* und *Sinularia* schließen sich teilweise sogar zu lückenlosen, parallel zur Riffkante verlaufenden Arealen zusammen, die mit nur eng umschriebenen korallenfreien Flächen abwechseln: So bedecken Weichkorallen auf den letzten 5 m vor der Riffkante rund 50 % des Korallenfelsuntergrundes, auf den letzten 3 m sogar 65 % und erst unmittelbar davor nur noch 30 % (Abb. 4f, 5b und 6). Die Bezeichnung „Weichkorallenzone“, biophysigraphisch unterteilt in eine uferseitige *Diadema-Sinularia*-Zone und in eine *Litophyton*-Zone vor der Riffkante, ist also für diesen äußersten Abschnitt der Riffplattform, der gelegentlich seewärts bis auf 0,4 m unter den Wasserspiegel ansteigen kann, gerechtfertigt. Freie Korallenfelsflächen zwischen den Weichkorallen sind von einer kurzfädigen, schmierige Überzüge bildenden Braunalge aus der Familie Ectocarpaceae (?) bedeckt.

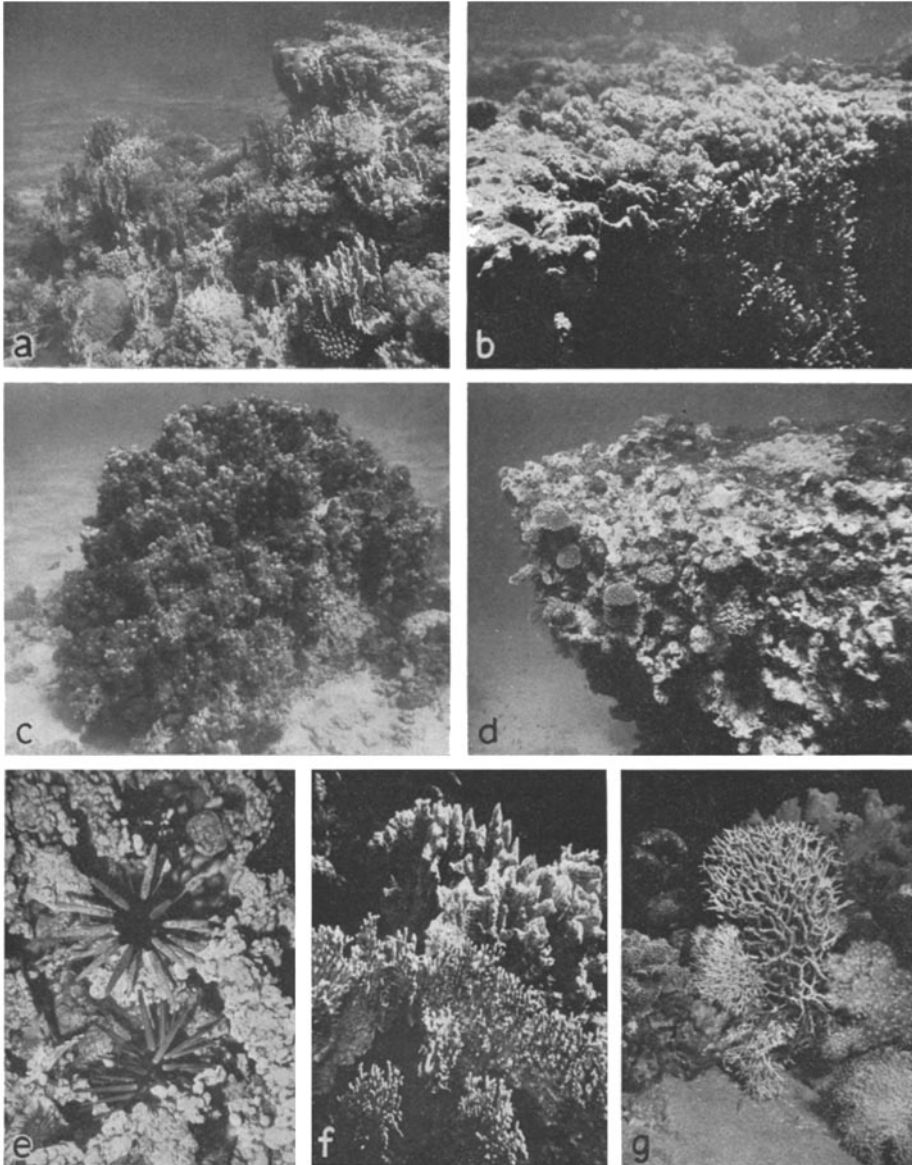


Abb. 5: Ausschnitte aus dem Ufersaumriff – II: (a) Riffhang im Südteil des Untersuchungsabschnittes, von Süden gesehen, mit vorwiegend parallel zur Riffkante ausgerichteten Fächern der *Millepora dichotoma* und mit *Litophyton arboreum* sowie vorkragender Riffkante aus *Platygyra lamellina* im Hintergrund; (b) steil abfallender Riffhang im Nordteil des Untersuchungsabschnittes, von Norden gesehen, mit *L. arboreum* auf dem Riffdach und *M. dichotoma* im Vordergrund; (c) *Porites lutea*-Stock nahe der Riffhangbasis; (d) Außenpfeiler mit *Acrotoma variabilis*-Kolonien an der Pfeilerkante über der übersteilten Außenseite; (e) *Phyllacanthus imperialis* (oben), *Heterocentrotus mammillatus* (Mitte) und *Echinometra mathaei* (links unten) am Riffhang weidend, Nachtaufnahme; (f) *M. dichotoma* und *M. platyphylla* am Riffhang; (g) fragile Kolonien der Steinkoralle *Seriatopora* sp. (rechts) und des Polychaeten *Salmacina dysteri* (links), rechts unten zwei *Sarcophyton glaucum*, bei 10 m Tiefe im Vorriff

Neben den aspektbeherrschenden Beständen der Weichkorallen fallen die kleinen, geduckten Kolonien der Steinkorallen – nach Umfang und Zahl auch deutlich verringert – nur wenig auf (über mögliche Konkurrenzerscheinungen zwischen beiden vgl. pp. 334 und 337). Dagegen ist die übrige Fauna in dieser Zone günstiger Lebensbedingungen reich vertreten. Infolge der kräftigen Wasserbewegung nur wenige Meter hinter der Rifffkante können sich Sand und andere Sedimente nämlich nicht in den Vertiefungen der Riffoberfläche und in den Höhlungen des Grottensystems unter dieser ansammeln. Daher bilden diese gut durchströmten Röhren ideale Verstecke und Lebensräume für eine vielfältige Tierwelt: So siedeln in schattigen Hohlräumen mit gleichförmiger Pendelbewegung der Hydroidpolyp *Gymnangium eximium* und in solchen mit lebhafter Wasserturbulenz die Gorgonarie *Acabaria pulchra*. Tagsüber ist das Grottensystem auch Versteck für die meisten Seeigel, nämlich in der *Sinularia*-Zone für *Diadema setosum*, in der *Litophyton*-Zone für *Echinometra mathaei* und nahe der Rifffkante für *Heterocentrotus mammillatus* und *Phyllacanthus imperialis* (Abb. 5e). Bei Nacht weiden alle diese Arten die freien Algenflächen ab, während der Federstern *Lamprometra klunzingeri* unmittelbar an der Rifffkante in Filtrierstellung senkrecht zur Hauptwasserbewegung steht (Abb. 9e). In Korallenbauten, häufiger noch in Kalkalgenlager sind zahlreiche Röhren von *Vermetus maximus* eingebettet. Die Individuenzahlen der anderen Gastropoden gehen dagegen in dieser Region deutlich zurück, möglicherweise wegen der schwächeren Algenbesiedlung und der geringeren Detritusablagerung. Mit den vorgenannten Arten ist nur ein Bruchteil der reichen Fauna und Flora erwähnt, die das lebende Riffdach charakterisieren: Festgestellt wurden 86 Tier- und 11 Algenarten, wobei die Artenzahlen fast jeder Gruppe anstiegen. Tabelle 8 faßt die Verhältnisse auf dem Riffdach nochmals zusammen.

Rifffkante und Rifffhang

Teile der durch ihre massiv wachsenden Steinkorallen charakterisierten Mikroatollzone und die anschließende Weichkorallenzone bilden zusammen mit Rifffkante und oberem Rifffhang in ihrer Besiedlung eine natürliche Einheit, das „lebende Riff“ (MERGNER 1967). Doch wird dieses morphologisch durch die Rifffkante in zwei strukturell völlig verschiedene Riffabschnitte geschieden, das annähernd waagerechte Riffdach und den nach außen mehr oder weniger steil abfallenden Rifffhang (Abb. 5a, b und 6). Obwohl aber die R i f f k a n t e infolge des erhöhten Wasseraustausches durch die Riffbrandung stets als Zone stärksten Korallenwachstums deutlich hervortritt, zeigen sie und der Rifffhang selbst in dem nur 20 m breiten Untersuchungsabschnitt eine sehr unterschiedliche Gestaltung (Abb. 5a und b): Bei einer Höhe von nur 2,5 bis 3 m zwischen Rifffkante und Hangbasis beträgt die Hangneigung in der nördlichen Hälfte 40 bis 45°, im südlichen Viertel 30 bis 35° und dazwischen mindestens 90°, wobei aber die Rifffkante fast überall um 0,5–1 m den oberen Hang überragt (über die Ursachen hierfür vgl. p. 341 f.).

Infolge der unterschiedlichen Hanggestaltung schwankt auch die Beleuchtungsstärke innerhalb weiter Grenzen: Über Rifffkante und schwach geneigten Flächen des Rifffhanges lag sie zur Untersuchungszeit bei 50–65 % des vollen Tageslichtes, im Halb-

Tabelle 8

Ufersaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung des Riffdaches

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m				
Oberstes Sublitoral				
10 (0,2–0,4) m	25 (0,3–0,6) m	12 (0,5–0,8) m	10 (0,7–1) m	
Strukturzonen				
Abrasionszone	totes Riffdach	Übergangszone	Mikroatollzone	lebendes Riffdach
Abrasionszone	Kraterzone	Mikroatollzone	Weichkorallenzone	
Substratzonen mit Herkunft				
kalkmulmbedeckte Oberfläche aus eingeebneten Korallenarten, keine lebenden Korallen	kalksandbedeckte oder grusbedeckte Korallenfeloberfläche mit mulmerfüllten Kratern und Mulden, wenige lebende Korallen	mit Kalkalgen überkrustet, teils lebende Steinkorallen, oft als Mikroatolle	Korallenfels ohne Sedimente, offene Negativstrukturen, überwiegend lebende Korallen, Weichkorallen	
teilweise sedimentbedeckter, fester Korallenfels mit überwiegend organogenen Anteilen (Korallen, Kalkalgen, Molluskenschalen u. a.) und geringeren, eingewehten Mineralsandanteilen				
Wasserbewegungs zonen mit Bedeckungsdauer				
innere Brandungszone der Uferbrandung	äußere Brandungszone der Riffbrandung			
nur seltenes Trockenfallen und Auskühlung der Korallenoberflächen bei extremem Niedrigwasser und langanhaltenden Nordwinden, dann Mikroatollbildung	gegen das Ufer auslaufende, an Höhe und Geschwindigkeit abnehmende Windwellen und Restwellen der Riffbrandung, Küstenlängsströmung gegen Riffkante stärker werdend			ständige Wasserbedeckung
schwache Windwellen, Rücklaufströme und Uferlängsströmung	überwiegend seitliche, gegen Riffkante stärker werdende, aber von Brandungsrestwellen überlagerte Wasserversetzung			
schwache Vertikaloszillation und seitliche Wasserversetzung				
Beleuchtungsintensität				
durchwegs Starklichtzone mit Beleuchtungsstärken von meist 50 bis 65 % des vollen Tageslichtes, teilweise mehr oder weniger starke Schattenbildung				
Biophysographische Zonen				
<i>Echinometra mathaei</i> -Zone	<i>Tripneustes gratilla</i> -Zone	<i>Tripneustes-Tridacna</i> -Zone	<i>Diadema-Sinularia</i> -Zone	<i>Litophyton arboreum</i> -Zone
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)				
<i>Lyngbya aestuarii</i> , <i>Clanculus pharaonis</i> , <i>Turbinaria elatensis</i> , <i>Xenia macrospiculata</i> , <i>Colpomenia sinuosa</i> , <i>Turbo radiatus</i> , <i>Lithothamnion</i> , <i>Ectocarpaceae</i> , <i>Strombus</i> -Gehäuse, <i>Fusus polygonoides</i> , massige Korallen				
Flora (11)	6	10	11	11
Fauna (95)	67		86	

schatten des senkrechten Steilhanges an dessen Basis bei 12 ‰ und im tiefen Schatten unter den Überhängen der Rifffkante bei nur 2 ‰. Insgesamt besteht also im Bereich des Riffhanges eine Vielfalt sehr unterschiedlich beleuchteter Kleinstlandschaften als Siedlungsflächen für Arten mit den verschiedensten Lichtansprüchen. Zu den günstigen Beleuchtungsbedingungen kommt auch ein ausreichender Wasseraustausch (Abb. 6): Bei meist schwachen bis mäßigen Brandungsdrücken wurden zur Untersuchungszeit für das auf das Riffdach auflaufende Wasser 3–3,5 cm/s gemessen, für den Brandungsrücklauf 2 cm/s und für die südwärts gerichtete Rifflängsströmung entlang der Hangbasis 1,4 bis 3 cm/s. Aus dem Zusammenwirken dieser einzelnen Vektoren der Wasserbewegung ergab sich ein schräg über die Rifffkante laufender Wasseraustausch mit leicht pendelnder Vertikaloszillation und gleichzeitiger Abweisung nach Süden. So wurden Papierschnitzel schraubenförmig entlang der Rifffkante südwärts abgetrieben.

Entsprechend den unterschiedlich kombinierten Einflußnahmen der einzelnen abiotischen Faktoren sind die Teilabschnitte und Stufen des Riffhanges auch unterschiedlich besiedelt und strukturiert (Abb. 5a und 6): In der südlichen Hälfte des Untersuchungsabschnittes ragt eine mächtige *Platygyra lamellina*-Kolonie mit fast 6 m Durchmesser halbringförmig mehr als 3 m gegen die offene See vor und bildet dabei einen nahezu 1,5 m vorspringenden Überhang. Beiderseits dieser *Platygyra*-Kolonie springt die Rifffkante jedoch gegen das Ufer weit zurück und wird nun vorwiegend von *Millepora* und verzweigten Skleraktinien aufgebaut. Sie zeigt daher hier eine reiche Gliederung durch kleine, oft tief eingeschnittene Abflußkanäle und dichtbesiedelte Vorsprünge (Abb. 5a und b). Unterhalb der vorkragenden Rifffkante ziehen sich die engen Röhren und Spalten eines vielfältig verzweigten, untereinander anastomierenden Grottensystems ins Innere des Rifhdaches. Sie bestehen aus den ehemaligen, durch Sukzessivbesiedlung und Zementierung mehr und mehr verengten Lückenräumen zwischen den Hartstrukturen der Korallen, die beim Vorwachsen des Riffes allmählich ins Innere des Rifhdaches verlagert wurden. Dieses komplizierte Höhlensystem bietet einer arten- und individuenreichen Fauna Schlupfwinkel, Nahrung, Fortpflanzungsmöglichkeiten und Ausweichmöglichkeiten im Konkurrenzkampf. Daher gehört der obere Rifffhang zu den belebtesten Regionen im Riff. Erst unterhalb dieser Region verläuft der untere Rifffhang, von schmalen Absätzen unterbrochen, mit nur 30° Neigung gegen den feinsandigen Meeresboden. Die überwiegend mit Zweigkorallen bewachsenen Teile des Riffhanges produzieren offensichtlich genügend Schutt als Unterlagematerial für das vorwachsende lebende Riff: An der Hangbasis ist der Boden dicht mit Korallenästchen, Molluskenschalen und anderen Hartstrukturen übersät, während sich unterhalb der massigen *Platygyra*-Kolonie bezeichnenderweise fast kein Schutt fand.

Von der vielfältigen Besiedlung der Rifffkante und des Riffhanges können hier nur die Leitarten und einige andere charakteristische Arten aufgeführt werden: In den oberen Hangregionen bestimmen die Hydrokorallen *Millepora dichotoma* und *M. platyphylla* den Aspekt (Abb. 5f). Vor allem die fächerförmigen Kolonien von *M. dichotoma* stehen mit ihren Breitseiten senkrecht zur vorherrschenden Strömungsrichtung, also parallel zur Rifffkante und quer zur Brandung (Abb. 5a). Daneben sind flach-scheibenförmige oder konsolenartige Kolonien von *Acropora variabilis* vor allem nahe der Rifffkante häufig und dichte Gebüsche von *Litophyton arboreum*, die wie auch andere Weichkorallen vorzugsweise auf toten Stöcken und Bruchflächen lebender Stein-

Tabelle 9

Ufersaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung von Riffkante und Riffhang

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m		
Oberstes Sublitoral 1-2 m, wechselnd tief	Oberes Sublitoral 1-2 (0,5-2) m	2-3 (1,5-3) m
Riffkante	Strukturzonen Oberer Riffhang	Unterer Riffhang
Substratzonen mit Herkunft		
meist 0,5-1 m vorgebaut mit zahlreichen Abflußrinnen und vielfältigen Hartstrukturen, weit überwiegend lebende Korallen	durch Absätze und Abflußkanäle gegliederter Steilhang mit vielfach verzweigtem Grottenystem, weit überwiegend lebende Korallen	wie oberer Riffhang, Grottenystem teilweise sedimentgefüllt, oft lebende Korallen, an der Hangbasis eingesandeter Schutt
überwiegend organogener Korallenfels mit zahlreichen Positiv- und Negativstrukturen, durch Sukzessivbesiedlung noch verdichtet, kaum Sedimenteinlagerung, daher meist klares Wasser		wie oberer Riffhang, stärkerer Anteil von Korallengrus und eingeschwemmtem Sand
Wasserbewegungszone		
Riffbrandungszone, Turbulenzzone	innere Brandungszone der Riffbrandung, Schwingungszone	vorwiegend Strömungszone, teilweise noch innere Brandungszone
meist mäßige Riffbrandung, selten mit zerstörender Wirkung, stets Wasserturbulenz mit Luftuntermischung, mäßiger Rücklauf, meist geringe Staudrucke und Sog, geringe seitliche Wasserversetzung		gegen Hangbasis abnehmende Pendelbewegung und zunehmende seitliche Wasserversetzung der Rifflängsströmung mit geringer Geschwindigkeit
Vertikaloszillation mit kreisförmiger Pendelbewegung zwischen auflaufenden Windwellen und Rücklauf, schraubenförmig verlaufende Wasserversetzung nach Süden		überwiegend Seitenversetzung nach Süden, Horizontaloszillation
Beleuchtungsintensität		
50-65 % des vollen Tageslichtes an der Riffkante und über freien und schwach geneigten Hangflächen		
2 % unter Überhängen		12 % an der Hangbasis vor senkrechten Steilwänden
geringer Schatten, jedoch Lichteinbußen durch Luftuntermischung und Wasserbewegung	unter Überhängen kräftiger, in Grotten sehr tiefer, sonst je nach Strukturen wechselnd tiefer Schatten, nach unten zunehmende Veränderung der Lichtqualität	
Biophysographische Zonen		
<i>Millepora dichotoma</i> - <i>Arcopora variabilis</i> - <i>Platygyra lamellina</i> - <i>Litophyton arboreum</i> -Zone		<i>Acropora variabilis</i> - <i>Platygyra lamellina</i> -Zone
Besiedlung: Flora 4 Arten, Fauna 107 Arten		

korallen siedeln. In schattigen Nischen unter der überhängenden Riffkante und innerhalb des Grottensystems finden sich die auffallend gefärbten, ahermatypischen Korallen *Tubastrea (Dendrophyllia) micrantha* und *Balanophyllia gemmifera* sowie, tagsüber in Spalten verkeilt, die Seeigel *Heterocentrotus mammillatus* und *Phyllacanthus imperialis* (Abb. 5e). Auch im Bereich des unteren Riffhanges prägen *Acropora variabilis* und *Platygyra lamellina* als Leitarten das Bewuchsbild, so daß insgesamt Riffkante und Riffhang als *Millepora-Acropora-Platygyra-Zone* zu charakterisieren sind. Häufig sind dort auch die Steinkorallen *Goniastrea pectinata*, *Pocillopora danae* und *Stylophora pistillata*, die Oktokorallen *Litophyton arboreum*, *Sinularia polydactyla* und *Tubipora musica* sowie die Hydrokoralle *Millepora dichotoma*. Wenn auch deren Fächer hier oft schon quer zur Riff längsströmung und nicht mehr ausschließlich quer zur Brandung stehen, läßt sich insgesamt jedoch keine charakteristische vertikale Abstufung in der Besiedlung des Riffhanges feststellen. Da Besiedlungsabstufungen meist das Ergebnis unterschiedlicher Wasserbewegung sind, könnte der Riffhang für eine Differenzierung derselben zu niedrig sein. Von der übrigen Fauna waren die Dekapoden mit 10 von 13 im ganzen Untersuchungsabschnitt festgestellten Arten und die Echinodermen mit 17 von 25 Arten bemerkenswert zahlreich vertreten, während die Gastropoden mit nur 12 Arten von zusammen 42 und jeweils nur wenigen Individuen eine auffallend geringe Verbreitung zeigten. Lediglich *Vermetus maximus* war im Bereich der Riffkante recht häufig. Insgesamt wurden in diesem Riffabschnitt nur 4 Algenarten, aber 107 Tierarten festgestellt und damit die höchste Artenzahl nach dem Vorriff. Tabelle 9 faßt die wichtigsten Beobachtungen aus den Bereichen der Riffkante und des Riffhanges zusammen.

Vorriff

Im Kapitel „Nomenklatur des Saumriffes“ (vgl. p. 255 ff.) wurde das Vorriff als ein dem eigentlichen Riffaufbau vorgelagerter, oft bis zur Kompensationstiefe reichender Abschnitt lebenden Korallenwuchses ohne größere massive Aufbauten bezeichnet. Im Einzelfall mag die Abgrenzung des Vorriffes gegen den Riffhang manchmal schwer zu verfolgen sein, im vorliegenden Beispiel trifft dies jedoch nicht zu: Der Riffhang setzt nämlich mit deutlichem Knick auf einer nach außen nur sanft geneigten Ebene auf, dem oberen Vorriff (Abb. 6). Seine etwa 70 m breite, von 3,5 m auf 10 m allmählich abfallende, leicht wellige Fläche besteht vorwiegend aus organogenen Sanden. Eine unregelmäßig umschriebene, ausgedehnte Sandschlammulde trägt eine teils schütterere, teils dichter bestandene Seegraswiese, die *Halophila stipulacea-Zone*. Das obere Vorriff liegt vollständig im Wirkungsbereich einer südwärts setzenden Riff längsströmung mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von 2 bis 2,7 cm/s und in einer Zone mittelstarker Beleuchtung mit etwa 20% des vollen Tageslichtes.

Trotz dieser verhältnismäßig günstigen Lebensbedingungen ist die Besiedlung des oberen Vorriffes spärlich, vermutlich wegen der ständigen Sandumlagerung und des dadurch verursachten Fehlens von Verstecken und festem Substrat: Nur vereinzelte, kleine, überwiegend tote Korallenkolonien finden sich in die Sandflächen und in die Seegraswiese eingestreut, und selbst diese sind meist noch sekundär mit Weichkorallen

wie *Litophyton arboreum* besiedelt. Als auffallende Ausnahme erhebt sich, etwa 5 m von der Rifffhangbasis entfernt, eine mächtige, mehrstöckige *Porites lutea*-Kolonie bis zu 2 m Höhe über den Bodengrund, der sog. „*Porites*-Stock“ (Abb. 5c). Seine etwa 2–2,5 m im Durchmesser breite Basis wird von Kolonien der Weichkoralle *Litophyton*, der Zweigkoralle *Acropora* und der Hydrokoralle *Millepora dichotoma* umgeben (*Porites-Litophyton-Zone*). In ihre lebende Oberfläche sind Muscheln der Art *Pedum* sp. eingesenkt, während der Besatz mit den sonst für *Porites* so charakteristischen Röhrenwürmern *Spirobranchus giganteus* schwach ist.

Der Region des oberen Vorriffes gehören jetzt zwei mächtige Riffpfeiler an (Abb. 5d und 6), die mit diesem hinsichtlich ihrer strukturellen und biophysiographischen Natur offensichtlich nichts gemein haben. Da sie wahrscheinlich Reste eines alten, durch Wassererosion weitgehend abgebauten Riffdaches darstellen, sollen sie erst im Anschluß an das Vorriff gesondert beschrieben und später diskutiert werden.

Etwa 10 m seewärts des äußeren Riffpfeilers und 130 m vom Ufer entfernt beginnt bei einer Tiefe von ungefähr 9 bis 10 m das mittlere Vorriff (Abb. 6). Gegenüber dem nur schwach geneigten oberen Vorriff fällt es mit mindestens 20 % Gefälle bereits deutlich steiler zum tiefen Graben der Golfmitte ab. Wie schon das obere liegt auch das mittlere Vorriff vollständig im Bereich der Rifflängsströmung, die in ihren oberen Schichten mit 2,7 bis 5 cm/s Geschwindigkeit südwärts setzt, mit zunehmender Tiefe jedoch überwiegend nach Norden (vgl. hierzu p. 251). Dabei werden in etwa 18 m Tiefe an der Grenze zum unteren Vorriff Geschwindigkeiten bis zu 5 cm/s (= 180 m/st) gemessen. Die Beleuchtungsintensität nimmt mit wachsender Tiefe kontinuierlich ab: Sie betrug zur Untersuchungszeit an der Grenze zum oberen Vorriff noch 8 % des vollen Tageslichtes, bei 15 m Tiefe noch 5 % und bei 18 m Tiefe nur noch 0,8 %.

Selbst bei dieser schwachen Beleuchtung konnte noch ein vielfältiger und teilweise üppiger Korallenwuchs festgestellt werden. Der Meeresboden ist daher hier gegenüber den einförmigen Sandflächen des oberen Vorriffes durch die zahlreichen, unterschiedlich umfangreichen und verschieden hohen Korallenbauten sehr unruhig strukturiert. Doch bleiben die Einzelkolonien meist relativ niedrig und erreichen selbst in den tischförmigen Bauten der *Acropora scandens* (Abb. 8f) nur eine Höhe von etwa 1,5 m über dem Meeresboden. Außerdem sind auf den ersten 25 m Breite und bis zu 15 m Tiefe in die dichten Korallengemeinschaften unregelmäßig umschriebene, inselartige Sandmulden eingelagert, die jedoch gegen die Tiefe hin mehr und mehr von der geschlossenen Bewuchsdecke verdrängt werden. Anstehender Felsuntergrund, wie er in entsprechender Tiefe mehrfach auf der Sinai-Seite des Golfes beobachtet werden konnte, wurde hier bei Aqaba nicht festgestellt. Die festen Bestandteile der Bodenbedeckung werden vielmehr aus den Hartstrukturen einer Vielzahl von Steinkorallenarten gebildet, die in diesem Riffabschnitt außerordentlich dichtstehend und in ihrem Artenspektrum stark vermischt wachsen (Abb. 5g). Dabei kommt es auch nirgends zu einer ausgedehnten, zusammenhängenden Flächenbedeckung durch nur eine einzige Art oder gar zur Entstehung charakteristischer biophysiographischer Zonen wie etwa auf dem lebenden Riffdach oder am Rifffhang (über die Gründe dafür vgl. p. 333 f.). Der Faltplan in Abbildung 6 versucht, die Artenvielfalt im Bewuchsmuster des mittleren Vorriffes zu verdeutlichen.

Ein Grund für das Entstehen dieses so eigentümlichen Bewuchsmusters und das Fehlen umfangreicher und hoch aufragender Korallenfelsstrukturen könnte darin liegen, daß in Tiefen von 10 bis 18 m hermatypische Rotalgen wegen ihres hohen Licht- und Sauerstoffbedarfes (?) nur eine untergeordnete Rolle spielen: Während sie auf dem Rifftdach weite abgestorbene Areale überkrusten und verfestigen und dabei aber auch in Raumkonkurrenz zu Steinkorallen treten, werden im Vorriff abgestorbene Flächen durch kalzifizierende Rotalgen kaum besetzt und können sofort wieder durch Korallen besiedelt werden. Allerdings erfolgt die Rekolonialisierung nunmehr vorwiegend durch Alcyonarien, besonders durch *Sinularia leptoclados* und einige Xeniiiden wie *Heteroxenia fuscescens* und *Xenia* sp. Gerade diese beiden treten oft massenhaft auf und bilden gelegentlich so ausgedehnte Rasen, etwa auf zusammengebrochenen tischförmigen Kolonien von *Acropora scandens*, daß in erster Linie sie den Aspekt dieses Vorriff-Bereiches bestimmen. Daneben tragen aber auch verschiedene Steinkorallenarten wie die der Gattungen *Platygyra*, *Goniastrea*, *Echinopora* und *Lobophyllia* zu diesem Aspekt bei, weswegen die Kennzeichnung als *Xenia-Favia-Echinopora-Acropora scandens-Zone* angebracht erscheint. Die von den Korallenkolonien gebildeten vielgestaltigen Schlupfwinkel und Unterlagen beherbergen natürlich eine reiche Begleitfauna (Abb. 5g). Dies wird schon daraus ersichtlich, daß im Bereich des Vorriffes trotz der die Tauch- und Beobachtungszeit einschränkenden Tiefen mit 131 Tierarten das höchste Sammelergebnis erzielt wurde. Darunter waren auch die meisten Korallenarten, nämlich 59 Stein- und 11 Weichkorallenarten. Jedoch waren die meisten von ihnen mit nur wenigen Individuen vertreten oder es waren nur Einzelfunde; selbst häufige Arten zeigten nur punktförmige Vorkommen. Während die Gastropoden wie schon am Rifffhang mit nur 12 Arten, meist als Einzelfunde, schwach vertreten waren, fand sich hier mit 16 Arten die überwiegende Zahl aller im Untersuchungsabschnitt festgestellten Echinodermen und ebenso mit 9 Arten die der Dekapoden.

An der unteren Grenze des mittleren Vorriffes in 18 m Tiefe knickt die Böschung noch steiler ab und leitet nun zum u n t e r e n V o r r i f f über. Dieses lag zumindest während der Untersuchungszeit vollständig im Wirkungsbereich der nordwärts setzenden Rifflängsströmung. Die Helligkeit nimmt nunmehr nach unten rasch ab: So betrug die Beleuchtungsintensität, jeweils am Mittag gemessen, in 18 m Tiefe noch 0,8% des vollen Tageslichtes, bei 26 m dagegen nur noch 0,15%. Diese allein schon durch die zunehmende Wassertiefe verursachte Lichtabnahme wird noch durch die Nordwestexposition des immer steiler zur Tiefe abfallenden Vorriffhanges verstärkt: Der Hang erhält nämlich erst vom frühen Nachmittag an direktes Sonnenlicht. Doch müssen, vermutlich durch Streulicht, selbst hier noch ausreichende Helligkeitswerte für die Assimilationstätigkeit der Zooxanthellen gegeben sein, da bis zu einer Tiefe von 40 m noch kein Ende der Korallenbedeckung zu erkennen war. Zwar wird der Lebendbewuchs im unteren Vorriff mit zunehmender Tiefe immer lückenhafter, nimmt aber bei 23 m Tiefe immer noch die Hälfte der gesamten Hangfläche ein, während die andere Hälfte mit Korallenschutt bedeckt ist. Erst darunter verdünnt sich die Korallenbedeckung rasch, und von etwa 30 m Tiefe ab wird zwischen ihren Kolonien und den ausgedehnten Geröllhalden vereinzelt auch der anstehende Felsuntergrund sichtbar. Er leitet schließlich in den tiefen Graben des Golfes über. Die kontinuierliche Helligkeitsabnahme im

Tabelle 10

Ufersaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung des Vorriffes

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m			
Oberes Sublitoral 70 (3,5–10) m	Mittleres Sublitoral 35–37 (9–18) m		Unteres Sublitoral 17–20 (17–40) m
Strukturzonen			
Oberes Vorriff bewuchsarmes Vorriff	Mittleres Vorriff dicht bewachsenes Vorriff		Unteres Vorriff Steilhang
Substratzonen mit Herkunft			
teilweise mit Seegras bedeckte Sandfläche fast ohne Korallen, nur mit <i>Porites</i> -Stock	anfänglich durch Sandinseln aufgelockerter, dann dichter, niedriger Bewuchs lebender Stein- und Weichkorallen zahlreicher Arten		zur Tiefe durch Geröllhaldden und Fels aufgelockerter, teilweise lebender Korallenbewuchs mit abnehmender Artenanzahl
organogener Sand und Sandschlamm, Seegras	Sandinseln zwischen niedrigen, lebenden Korallengemeinschaften auf überwiegend geschlossenen Korallenfelsböden, gegen die Tiefe hin Korallenschutt und wenig Fels		
Wasserbewegungszone ausschließlich Strömungszone			
vorwiegend südwärts setzende Riff längsströmung mit seitlicher Wasserversetzung ohne Pendelbewegung und nur geringen Strömungsgeschwindigkeiten von:		vorwiegend nordwärts setzende	
2–2,7 cm/s	2,7–5 cm/s	5 cm/s	bis 5 cm/s
schwache Windwelleneinwirkung		keine Windwelleneinwirkung	
Beleuchtungsintensität			
mittlere Beleuchtungsintensität mit 20 % des vollen Tageslichtes	gegen die Tiefe zu immer stärker abnehmende Beleuchtungsstärke, am unteren Vorriff-Steilhang nur diffuses Streiflicht		
	8 %	5 %	0,8 % 0,15 %
fast kein Schatten außer an vorgelagerten Pfeilern (Tab. 11)	außer unter <i>Acropora scandens</i> nur geringe Schattenbildung des meist niedrigen Korallenbewuchses		
Biophysographische Zonen			
<i>Porites-Litophyton-</i> und <i>Halophila stipulacea</i> -Zonen		<i>Xenia-Favia-Echinopora-Acropora scandens</i> -Zone	
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)			
<i>Millepora dichotoma</i> , <i>Acropora variabilis</i> , <i>Strombus gibberulus albus</i>	<i>Lobophyllia</i> , <i>Seriatopora</i> , <i>Linckia multiflora</i> , <i>Eucidaris metularia</i> , <i>Decametra chadwicki</i> , <i>Capillaster multiradiatus</i>		
Artenzahl ohne vorgelagerte Pfeiler: Flora 6, Fauna 131			

gesamten Vorriff war auch am Aktivitätsmuster der Crinoiden abzulesen: Während nämlich im oberen Riffbereich verbreitete Arten wie *Lamprometra klunzingeri* und *Heterometra savignii* nur dämmerungs- und nachtaktiv sind, halten die im mittleren und unteren Vorriff vertretenen Arten *Capillaster multiradiatus* und *Decametra chadwicki* auch tagsüber ihre Fiederarme in Filtrierstellung, da die Tageshelligkeit in diesen Tiefen nur mehr Dämmerungswerte erreicht. Tabelle 10 faßt die wichtigsten Fakten aus der Vorriffregion zusammen.

Vorgelagerte Riffpfeiler („Pfeilerzone“)

Aus der seewärts allmählich abfallenden, leicht-welligen Sandfläche des oberen Vorriffes erheben sich neben dem bereits erwähnten, dem Riffhang unmittelbar benachbarten *Porites*-Stock (vgl. p. 283; in Tab. 6 mit „i“ als innerstem der im Bereich der Pfeilerzone aufragenden Korallenbauten bezeichnet) noch zwei mächtige Pfeiler aus Korallenfels (Abb. 6). Während aber der *Porites*-Stock eine dreiteilige monospezifische und lebende Kolonie darstellt, sind die beiden nach außen hin folgenden Riffpfeiler wahrscheinlich Reste eines alten, durch Wassererosion weitgehend abgebauten Riffdaches (ihre mögliche Entstehung wird auf p. 344 f. diskutiert). Beide zeigen prinzipiell den gleichen Aufbau wie das Riffdach des Ufersaumriffes, dem sie vorgelagert sind, und zwar der sog. „Mittelpfeiler“ in 18 m Entfernung zur Riffkante und 80 m Entfernung zur Uferlinie, der „Außenpfeiler“ in 53 m bzw. 115 m Entfernung.

Der Mittelpfeiler erreicht an seiner Basis einen Durchmesser von $16,5 \times 12$ m und erhebt sich aus einer Tiefe von 4 bis 5,5 m ungefähr 0,5 m unter den Niedrigwasserspiegel. Die Pfeilerplattform mit einer Ausdehnung von 11×5 m entspricht in Struktur und Besiedlung der Riffplattform: Ihre Oberfläche weist also wiederum starke Abrasionsmerkmale auf wie kraterartige Mulden und kleine Mikroatolle massiger Steinkorallenarten, etwa von *Porites*, *Platygyra* und anderen Faviiden. Vor allem aber sind der nördliche und westliche Randbereich der Plattform mit ausgedehnten Korallenkolonien besetzt, so der Steinkorallen *Porites lutea* und *Platygyra lamellina* sowie der Weichkorallen *Lithophyton arboreum* und *Sinularia polydactyla*. Ihre Bestände bedecken hier mehr als 60% der Oberfläche, während der Süd- und Südostteil überwiegend kahl und nur von *Lithothamnion*-Krusten und den schmierigen Rasen einer feinfädigen Braunalge überzogen sind (Abb. 6). Diese Verteilung des lebenden Korallenbewuchses zeigt die Abhängigkeit der Besiedlung vom Ausmaß der Wasserbewegung wiederum recht deutlich: Der Nordwestbereich, auf den Windwellen wie auch Riff längsströmung auftreffen, stellt gewissermaßen das „lebende Riffdach“ dar, der Südwestbereich dagegen das überwiegend „tote Riffdach“.

Noch charakteristischer zeigen sich die engen Beziehungen zwischen Wasseraustausch und Besiedlungsdichte an den Steilhängen des Mittelpfeilers (Abb. 6): Während der uferseitige Rückhang und der steilere Südabfall nur schwach besiedelt sind, bedecken üppige Korallenbestände den durch mehrere Absätze und tiefe Spalten reich gegliederten Pfeilerhang auf der Nord- und Westseite. Vor allem *Acropora variabilis* bildet auf den Stufen unterhalb der vorgebauten Pfeilerkante und an der Hangbasis je eine regelrechte Zone, nämlich in 0,5 bis 2 m Tiefe die obere *Acropora*-Zone und in 3,5 bis 4,5 m Tiefe die untere. Auch die Kolonien von *Millepora dichotoma* zeigen hier wiederum ihre Abhängigkeit von der vorherrschenden Strömungsrichtung: Ihre Fächer standen nämlich an den verschiedenen Standorten des Mittelpfeilers stets quer zur jeweiligen Wasserbewegungsrichtung (Abb. 6), entweder zur beiderseits um den Pfeiler herum südwärts setzenden Riff längsströmung oder zur windunterworfenen Oberflächenströmung oder zu den lokalen Rücklaufströmen an Spalten und Rinnen des oberen Steilhanges. Eine ähnlich exakte Ausrichtung quer zu den auftreffenden und rücklaufenden Wasserströmen ließ sich auch an den mehrfach gefiederten Fächern der Hydroidenstöckchen *Gymnangium eximium* feststellen. Ihre dicht stehenden Kolonien

besiedeln die tiefschattigen Röhren und Durchlässe des Grottensystems im oberen Pfeilerhang. Schließlich nützt auch das Gorgonenhaupt *Astroboa nuda* die für Filtrierer optimale Wasserbewegung im Bereich des Mittelpfeilers zum Planktonfang: Bei einem nächtlichen Tauchgang wurden an der Nordwestseite 12 Individuen in Fangposition mit Filtrierstellung quer zur Strömung beobachtet.

Die Strömungen wiesen zur Untersuchungszeit in den verschiedenen Tiefenbereichen auch unterschiedliche Geschwindigkeiten auf: Während sie in 4 bis 5,5 m Tiefe im Umkreis der Pfeilerbasis nur etwa 1 bis 3 cm/s zeigten, erreichten sie nahe der Pfeilerkante als windbeeinflusste Oberflächenströmung 5,7 cm/s. Eine ausgeprägte Brandung wurde hier jedoch nicht beobachtet. Dagegen waren die auflaufenden Windwellen und die Rücklaufströme mit Wasserversetzungen gegen Süden sowie die aus beiden resultierende Vertikaloszillation vor dem oberen Steilhang deutlich nachzuweisen. Die Beleuchtungsstärke betrug zur Untersuchungszeit über der Pfeilerplattform bis zu 48 % des vollen Tageslichtes und war auch an frei exponierten Flächen der Pfeilerwände mit 15 bis 37 % noch sehr hoch. Unter den Überhängen der vorgebauten Pfeilerkante und im Grottensystem darunter war sie jedoch bei Werten zwischen 0,02 und 1 % stark eingeschränkt. Beim Versuch einer biophysigraphischen Zuordnung des Mittelpfeilers in den gesamten Untersuchungsabschnitt lassen sich die Pfeilerplattform als *Litophyton-Sinularia-Zone* charakterisieren, die Pfeilerkante als *Porites-Millepora-Gymnangium-Zone* und der obere und untere Pfeilerhang als *obere* und *untere Acropora-Zone*. Dabei sind jedoch alle diese Zonen nur auf der Nord- und Westseite eindeutig ausgebildet, während der Mittelpfeiler in seiner Gesamtheit noch am ehesten als *Litophyton-Porites-Acropora-Zone* zu bezeichnen ist.

Etwa 25 m nordwestlich der äußeren Basis des Mittelpfeilers erhebt sich der *Außenpfeiler* (Abb. 5d und 6) bis ungefähr 0,5 m unter den Niedrigwasserspiegel. Seine seeseitige Höhe beträgt 9 m, seine uferseitige 6 m und der Durchmesser der gleichmäßig eingeebneten Plattform 11×9 m. Auffallenderweise überkragt die Pfeilerkante allseits die Seitenwände, so auf der Nordwestseite bis zu 2,5 m, auf der Südostseite bis 2 m und auf den übrigen Seiten mindestens 1 bis 1,5 m. Ein mehrere Meter breiter und durchschnittlich 1,5 bis 2,5 m hoher Schuttmantel im Umkreis des Pfeilers erreicht an einer Stelle sogar 6 m Höhe. Seine mächtigen, scharfkantigen Korallenfels-trümmer, die wie auch die Pfeilerwände keine nennenswerte Besiedlung aufweisen, deuten darauf hin, daß hier wahrscheinlich vor nicht zu langer Zeit Sprengungen durchgeführt wurden.

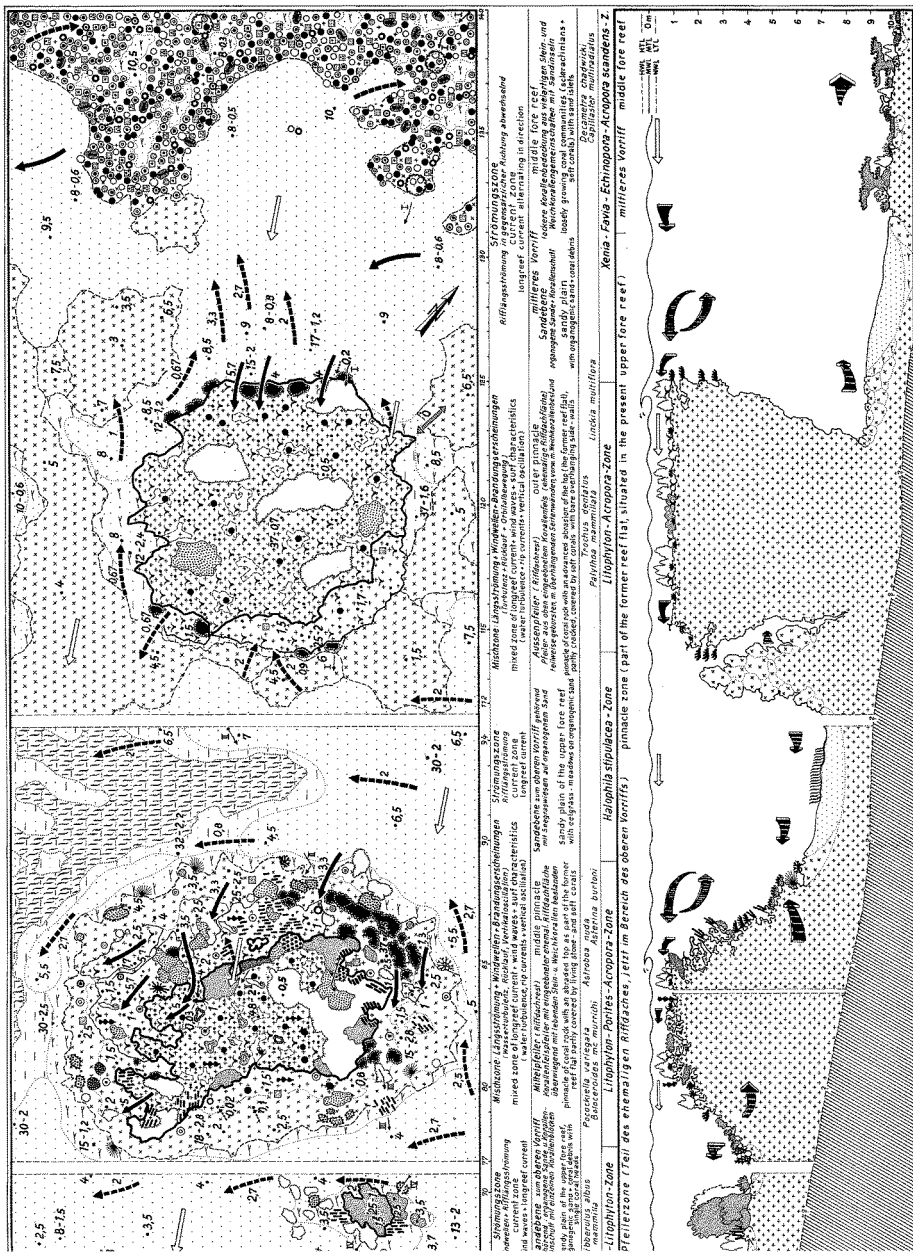
Wie schon am Mittelpfeiler wurde zur Untersuchungszeit auch am Außenpfeiler keine bedeutende Brandung beobachtet. Eine mit höchstens 5,7 cm/s südwärts setzende Riff längsströmung, kräftige Windwellen über der Plattform und ein deutlicher Rücklauf über die Außenkante mit pendelnder Wasserversetzung vor dieser herrschten als Wasserbewegungsformen vor. Im Umkreis der Pfeilerbasis erreichten die Tiefenströmungen meist nur Werte um 2 cm/s, mit Ausnahme einer lokal gegen die Golfmitte gerichteten Strömung, die 3,3 cm/s aufwies. Die Beleuchtungsintensität betrug zur Untersuchungszeit auf der Pfeilerplattform 25 bis 37 % des vollen Tageslichtes, an den überhängenden Seitenwänden 12 bis 15 % und innerhalb einzelner tiefschattiger Höhlen unter der Pfeilerkante noch 0,2 bis 0,9 %. Von den *Lithothamnion*-Krusten und den

Tabelle 11

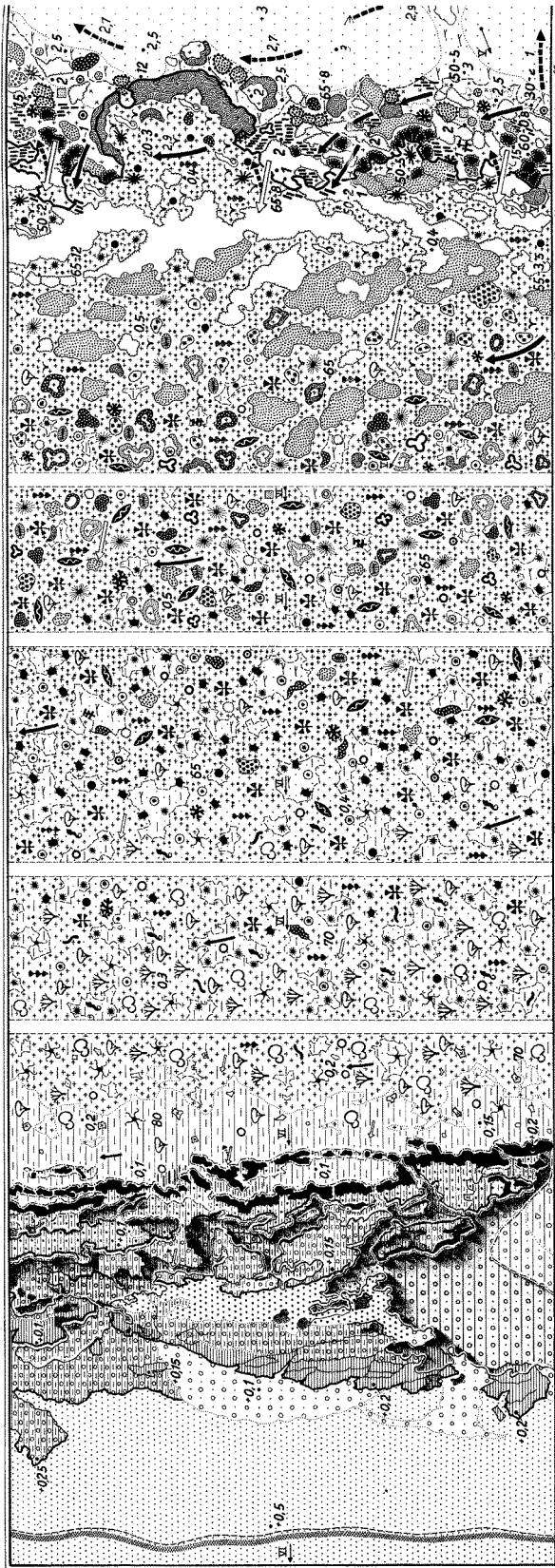
Ufersaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung der vorgelagerten Pfeiler

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m	
Oberes Sublitoral	
12 (4-5,5) m	11 (6-9) m
Strukturzonen	
Mittelpfeiler jeweils mit Abrasionsplattform und lebender Riffkante, vor allem im Nordwestbereich, sonst nur verstreuter Lebendbewuchs Pfeilerhänge besiedelt, vor allem auf Nordwestseite	Außenpfeiler Pfeilerhänge unbesiedelt, breiter Sprengschuttmantel
Substratzonen mit Herkunft	
wahrscheinlich Reste eines alten, durch Wassererosion weitgehend abgebauten Riffdaches mit eingebneten, durch Mulden und Mikroatolle gegliederten Oberflächen, mit Grottensystemen unterhalb der überhängenden Pfeilerkanten und eingesandeter Basis	
auf der Nordwestseite dicht, sonst mäßig besiedelter, massiger Korallenfels	auf Oberfläche und an Kanten mäßig, an den Hängen fast unbesiedelter Korallenfels mit unbesiedeltem Sprengschutt
Wasserbewegungszonen	
Bereich der Strömungszone vorwiegend um beide Pfeiler herum südwärts setzende Riff längsströmung mit Oberflächengeschwindigkeiten bis 5,7 cm/s und Bodengeschwindigkeiten im Bereich der Pfeilerbasis von 1-3,3 cm/s über den Plattformen Windwellenbewegung, an den Nordwestkanten schwache Brandung mit mäßigen Rücklaufströmen über die Kanten, dadurch Pendelbewegungen mit Vertikaloszillation und südwärtiger Wasserversetzung	
Beleuchtungsintensität	
Oberfläche: 48 % des vollen Tageslichtes, oberer Hang: 15-37 %, Grottensystem: 0,02-1 % unter Überhängen leichter, im Grottensystem tiefer Schatten	Oberfläche: 25-37 % des vollen Tageslichtes, unter Überhang: 12-15 %, Grottensystem: 0,2-0,9 % unter Überhängen mäßiger, auf der NW-Seite kräftiger, in Grotten tiefer Schatten
Biophysigraphische Zonen	
Plattform: <i>Litophyton-Sinularia</i> -Zone, Kante: <i>Porites-Millepora</i> -Zone, Hang: obere und untere <i>Acropora</i> -Zone Gesamt: <i>Litophyton-Porites-Acropora</i> -Zone	Plattform: <i>Litophyton-Sinularia</i> -Zone, Kante: <i>Acropora variabilis</i> -Zone Gesamt: <i>Litophyton-Acropora</i> -Zone
Besiedlung: Flora 7 Arten, Fauna 71 Arten	
Flora: 6 Arten, Fauna: 65 Arten zum Vergleich: <i>Porites</i> -Stock mit 3 Algenarten und 41 Tierarten	Flora: 3 Arten, Fauna: 51 Arten

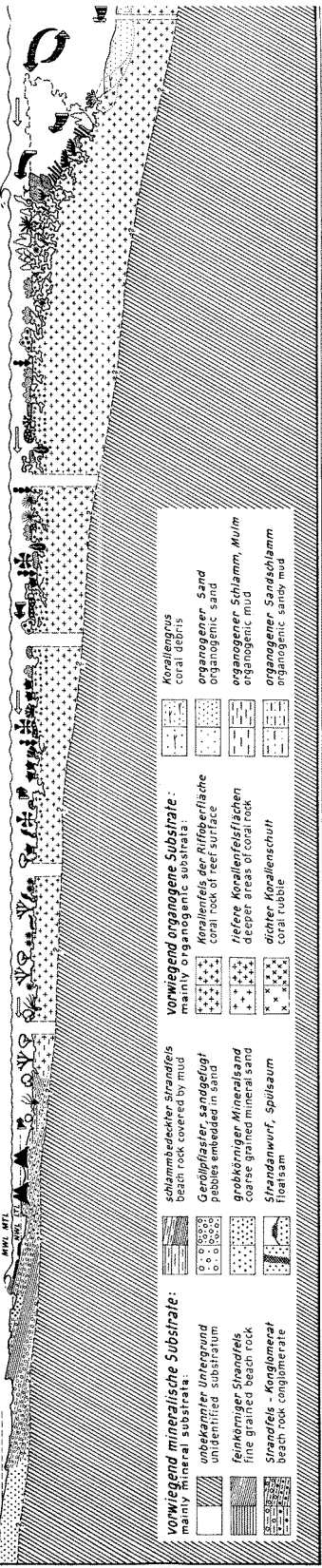
schmierigen Braunalgen-Überzügen abgesehen, fanden sich auf der Pfeilerplattform nur ausgedehnte Kolonien der Weichkorallen *Litophyton arboreum* und *Sinularia polydactyla*, an ihrer Kante dagegen eine Anzahl großer konsolenartiger *Acropora variabilis*-Stöcke (Abb. 5d). Biophysigraphisch läßt sich der Außenpfeiler als *Litophyton-Acropora*-Zone kennzeichnen, seine Oberfläche als *Litophyton-*



- Seegras und Algen:**
 eelgrass and sea weed:
Halodule wrightii
Halophila stipulacea
Lyngbya aestuarii
Enteromorpha clathrata,
Ulva lactuca
Halimeda loba
Colpomenia sinuosa
Hydrocoleus clathratus
Tubularia elastica
Polysiphonia
Unialginites
Dictyota
Liobolus
Lithothamnion sp.
- Alcyonaria, Lederkorallen:**
Alcyonaria, soft corals:
Xenia macrospicularis
Heteroxenia fasciculata
Parerythropsidium fulvum
Lithothamnion
Arborea
Sarcophyton
Glaucium
- Mollusca und Cirripedia:**
Sepulorbis impertus
Vermetus maximus
Tridacna squamosa
Tetractis squamosa
- Hydroids, Hydroids:**
Millepora dichotoma
Millepora plathyphya + *M. exoesa*
- Madreporaria, Steinkorallen:**
Madrepora, stony corals
Favia, *Favites*, *Goniastrea*
Platygyria lamellina
Porites lutea + *P. sp.*
Cyathaster, *Lentaster*
Hydnopora, *Echinopora*
Fungia lugubris + *F. scutaria*
Heterastrea limax
Acropora variabilis upper zone
 lower zone
Stylobothra palustris
Polyptera lucida, *Hemiprichtis*
Seiapora angulata
- andere Zeichen:**
 other symbols:
 Windwellen, Brandungswellen
 wind waves, swash
 Profiltiefenprofil section
 depth profile
 Profiltiefe in m
 depth in m
 Lichtmessungen in Höhlen
 light measurements within caves
 (Länge und Tiefe in cm)
 (length and depth in cm)
 Beobachtungsintensität
 observation intensity
 (Länge in %) (length in %)
 Beobachtungsintensität
 observation intensity
 (Tiefe in %) (depth in %)
- Ufersaumriff**
 Fringing reef, 6 km south of Anaba harbour
 Maßstab 1:200
 Scale 1:200



Spitzzone - äußere Bandungszone spray zone - outer surf zone Grosbrandzone coarse sand zone überwiegend Mineralien-Gestein mainly mineral sand-reefs	Uferregion horizontal isolation and big currents through small grooves Strandriffe beach rocks and conglomerate Tafeln abliegend mit Fäbelsfingern flat tables with falling fingers Nagelstärker mit Polyspina beach rocks with Polyspina	Hippa picta - Zone Hippa picta Todes-Riesenschnecken dead coral zone	Entenrompfa - Zone Erigna manricaria Symbios mutabilis Cerithium cereum Acanthopora hadroni	Tetracilla-Z., Padina- Colpomena-Z., Echinometra macleayi-Zone	Tridacna-Z. Tripterygion Bardanus phalaris Crotaphus phalaris Lobelia radiata Fucus polygonoides	Diadema-Similiana-Z. Diadema Similiana	Litophyton-Z. Litophyton Millepora
--	---	--	--	--	--	---	---



- Vorwiegend mineralische Substrate:**
- unbekannter Untergrund / unidentified substratum
 - feinkörniger Strandes / fine grained beach rock
 - Strandes / beach rock conglomerate
- Vorwiegend organogene Substrate:**
- schwammbedeckte Strandriff / sponge covered beach rock
 - Geröllfächer, sandgefüllt / rubble fans, sand-filled
 - Pebbles embedded in sand
 - grobkörniger Mineralsand / coarse grained mineral sand
 - Strandwurf, Spilsaum / beach rubble, coral rubble
- Legende:**
- Korallengerüst / coral debris
 - organogener Sand / organic sand
 - organogener Schlamm / organic mud
 - organogener Sandeschlamm / organic sandy mud

Abb. 6: Aufsichtskarte und Profil des Untersuchungsmodells „Ufersaumriff“ Riffplattform und oberes Vorriff durch Weglassen der Abschnitte zwischen den Metern 10-15, 20-25, 32-40, 45-51, 71-77 und 94-112 verkürzt. Wichtigste Angaben zur Auswirkung der abtenden Faktoren, Zonierung und Besiedlung auf den Beschäftigungsstreifen zwischen Aufsicht und Profil von oben nach unten: Zonen und Verlauf der Wasserbewegung, Struktur- und Substratzenen, wichtige Elemente der Begleitfauna und -flora außer den durch Symbole bezeichneten Arten, biophysikalische Zonen. Symbole der Zeichenerklärung jeweils links in Aufsicht, rechts im Profil.

Sinularia-Zone und seine Kante als *Acropora variabilis*-Zone. Insgesamt war die Sammeltätigkeit an diesem Pfeiler – möglicherweise wegen vorausgegangener Sprengungen – von geringerem Erfolg begleitet: Während am Mittelpfeiler immerhin noch 6 Algenarten und 65 Tierarten festgestellt wurden, waren es am Außenpfeiler nurmehr 3 Algenarten und 51 Tierarten. Tabelle 11 vermittelt die wichtigsten Fakten zur Pfeilerzone.

Mit der Pfeilerzone innerhalb des oberen Vorriffes und mit dem mittleren Vorriff endete die faunistische Bestandsaufnahme des Untersuchungsabschnittes im Ufersaumriff. Sie erbrachte insgesamt 14 Pflanzen- und 188 Tierarten (Tab. 6).

Untersuchungsabschnitt: Lagunensaumriff

Das soeben als 1. Untersuchungsmodell beschriebene Ufersaumriff zeigte bei anscheinend ungestörtem Wachstum des Riffdaches gegen das offene Meer hin eine zur Riffkante annähernd parallele Anordnung seiner biophysigraphischen Zonen. Diese markieren also in ihrem Verlauf Linien gleicher Entfernung zu bestimmten Vektoren der Wasserbewegung und heben damit deren entscheidenden Einfluß auf die Besiedlung des Riffes hervor. Dementsprechend sollte die biophysigraphische Zonierung eines alternden Riffabschnittes auch dessen fortschreitende Zerlegung in Pfeiler, Kanäle und Lagune widerspiegeln und die dadurch hervorgerufene Komplizierung des Wasseraustausches durch Veränderung ihres Verlaufes verdeutlichen. Auf die Abhängigkeiten der Besiedlung von Wasserbewegung und Riffalterung wird später noch einzugehen sein (vgl. pp. 338 ff.).

Ein Lagunensaumriff mit charakteristischen Anzeichen des Altersabbaues als 2. Untersuchungsmodell wurde in nur 750 m Entfernung zum 1. Abschnitt gefunden. Der 20 m breite und im Faltplan Abb. 11 mit 142 m Länge aufgezeichnete Untersuchungsabschnitt begann also 6,75 km südlich des Hafens von Aqaba und 260 m nördlich des eingezäunten Areals der sog. Polizeistation und verlief in ungefähr westnordwestlicher Richtung bis zu einer Tiefe von 40 m. Er wurde vom 4. bis 8. März 1972, jeweils zwischen 10.00 und 14.45 Uhr, bis 8 m schwimmtauchend, in größeren Tiefen mit Gerät, bearbeitet.

Klimatologische und hydrographische Daten während des Untersuchungszeitraumes

Bei wolkenlosem Himmel kam der Wind um 8.00 Uhr an allen Untersuchungstagen aus NNO bis NNW, um 14.00 Uhr dagegen nur an 3 Tagen aus NNO und an 2 Tagen aus südlichen Richtungen; seine Stärke wurde auf 1 bis 4 Bft geschätzt. Tabelle 12 enthält die Meßdaten des Israel Meteorological Service Eilat für den gleichen Zeitraum und bestätigt im wesentlichen unsere Schätzwerte. Die Tageshöchsttemperaturen der Luft betragen zwischen 22° und 23,5° C.

Die mittleren Temperaturen des Oberflächenwassers lagen um 21° C, ebenso die der darunter gelegenen Wasserschichten bis 30 m Tiefe. Die Oberflächenströmung verlief bis 5 m Tiefe mit Geschwindigkeiten von 5 bis 6,7 m/s (180 bis 240 m/st) südwärts,

Tabelle 12

Windverhältnisse am Lagunensaumriff während der Untersuchungszeit 1972
(nach Messungen des Israel Meteorological Service Eilat)

Datum	8.00 Uhr				14.00 Uhr			
	Windstärke in			Windrichtung in Grad	Windstärke in			Windrichtung in Grad
kn	m/s	Bft	kn		m/s	Bft		
4. III.	1	0,51	0,8	030	5	2,57	2,5	240
5. III.	5	2,57	2,5	020	1	0,51	0,8	150
6. III.	2	1,03	1,4	330	8	4,12	3,4	040
7. III.	2	1,03	1,4	020	7	3,60	3,2	040
8. III.	3	1,54	1,8	020	7	3,60	3,2	010
Gesamt	2,6	1,33	1,6		5,6	2,90	2,6	
Tägliche mittlere Windstärke				4,1 kn	2,11 m/s	2,1 Bft		

in 12 bis 15 m Tiefe mit 1,4 bis 3,6 m/s (50 bis 130 m/st) nordwärts. Die Seegangshöhe über der Lagune und der Riffplattform wurde auf 0,1 bis 0,4 m (Seegangsstufen 1 bis 3) geschätzt; sie nahm gegen Mittag bei auffrischendem Wind zu. Brandung und Rücklauf waren schwach bis mäßig stark, und die Sichtweite unter Wasser betrug 15 bis 25 m.

Der Tidenhub lag bei 0,7 m, wobei das Hochwasser zur Untersuchungszeit, wie folgt, aufstieg: 4. März: 9.59 Uhr; 5. März: 10.47 Uhr; 6. März: 11.46 Uhr; 7. März: 13.06 Uhr; 8. März: 14.43 Uhr.

Beschreibung des 2. Untersuchungsabschnittes

Schon ein kurzer Überblick über das Untersuchungsgebiet (Abb. 11) läßt die wichtigsten Riffbereiche deutlich erkennen, nämlich die Uferregion aus Gezeitenzone und Uferkanal, die Rifflagune mit Seegraszone, Algenzone, Horstzone und Mikroatollzone, die Riffkrone mit Rückriff, Riffhang und Kanalsystem sowie das Vorriff. Zunächst muß auf die in Tabelle 13 zusammengestellten Angaben über die im Lagunensaumriff gesammelten oder beobachteten fast 200 Tier- und Pflanzenarten sowie ihre während der Untersuchung ermittelte Häufigkeit in den Einzelzonen verwiesen werden. Besonderheiten der Besiedlung werden jedoch später noch diskutiert (vgl. pp. 325 ff.).

Uferregion

Die Uferregion (Abb. 11) enthält etwa das gleiche Gemenge mineralischer Gerölle, Kiese und Sande von meist grobkörniger Beschaffenheit, wie es im Abschnitt „Geologie und Petrographie“ und beim 1. Untersuchungsabschnitt beschrieben wurde. Dazu kommen organogene Bestandteile, nämlich Kalkschalen, Halimeda-Blättchen, Korallengrus, Zweigstückchen und Grünalgenreste. Supralitoral, Spülsaum und oberes Eulitoral unterscheiden sich nur wenig von der entsprechenden Ufer-

Tabelle 13

Ermittelte Häufigkeit von Flora und Invertebratenfauna in den einzelnen Zonen eines Lagunensaumriffes südlich Aqaba

Zonen \triangleright Arten \triangleleft	Grobsand- und Strandfelsenzone	Geröllflaster- und Sandzone	Seegrasszone	Horstzone				Rückriff	Riffplattform	Kanalsystem	Riffkante und Riffhang	Vorriff
				Sargassum-Zone	Styopodium-Zone	Weichkorallenzone	Mikroal-Zone					
Algae												
Cyanophyta												
<i>Lyngbya aestuarii</i>		●										
Chlorophyta												
<i>Codium (arabicum?)</i>												
<i>Enteromorpha (clathrata?)</i>	●										
<i>Halimeda tuna</i>					■						
<i>Ulva lactuca</i>	---											
Phaeophyta												
<i>Colpomenia sinuosa</i>					■						
<i>Cystoseira myrica</i>											
<i>Dictyota indica</i>											
<i>Hydroclathrus clathratus</i>											
<i>Padina pavonica</i>											
<i>Pocockiella variegata</i>											
<i>Sargassum dentifolium</i>					●						
<i>Styopodium zonale</i>					●						
<i>Turbinaria elatensis</i>											
Rhodophyta												
<i>Champia irregularis</i>			■								
<i>Galaxaura lepidescens</i>											
<i>Liagora (turneri?)</i>											
<i>Lithothamnion (Porolithon?) sp.</i>									●		
Angiospermae - Potamogetonaceae												
<i>Halodule uninervis</i>			●								
<i>Halophila stipulacea</i>								---				---
Gesamtartenzahl Flora: (20)	2	2	12	16	15	14	14	3	8	2	2	5
Cnidaria - Hydroidea												
<i>Millepora dichotoma</i>											●
<i>Millepora exaesa</i>									■		
<i>Millepora platyphylla</i>											
Artenzahl Hydroidea:	—	—	2	2	2	2	2	2	3	3	3	2

..... = Einzelfund --- = verstreut ■ = häufig ■ = sehr häufig, oft aspektbestimmend ● = massenhaft, aspektbeherrschend ● = Leitarten

Tabelle 13 (1. Fortsetzung)

Zonen Arten ▽	Grobsand- und Strandfelsenzone	Geröllpfaster- und Sahazone	Seegrasszone	Horstzone				Rückriff	Riffplattform	Kanalsystem	Riffkante und Riffhang	Vorriff
				Sargassum- Zone	Styopodium- Zone	Weichkorallen- zone	Mikroatoll- zone					
Cnidaria- Hexacorallia-Actiniaria												
<i>Bolocerooides mc murrichi</i>			
<i>Cryptodendrum adhesivum</i>											
<i>Gyrostoma quadricolor u. helianthus</i>			
<i>Radianthus (koseirensis ?)</i>			
<i>Triactis producta</i>			
Artenzahl Actiniaria	-	-	-	4	4	4	3	1	2	1	3	4
Cnidaria-Hexacorallia-Zoantharia												
<i>Palythoa (mammillata ?)</i>											
Cnidaria-Hexacorallia-Madrepোরিয়া												
<i>Acropora corymbosa</i>											
<i>Acropora hemprichi</i>						
<i>Acropora humilis</i>						
<i>Acropora scandens</i>							
<i>Acropora squarrosa</i>											
<i>Acropora variabilis</i>				
<i>Alveopora daedalea</i>											
<i>Astreopora myriophthalma</i>						
<i>Balanophyllia gemmifera</i>											
<i>Coscinarea monile</i>											
<i>Cyphastrea chalcidicum</i>						
<i>Cyphastrea microphthalma</i>						
<i>Echinophyllia aspera</i>											
<i>Echinopora gemmacea</i>							
<i>Favia amicornum</i>											
<i>Favia laxa</i>		
<i>Favia matthai</i>											
<i>Favia pallida</i>		
<i>Favia speciosa</i>											
<i>Favites chinensis</i>											
<i>Favites complanata</i>						
<i>Favites pentagona u. abdita</i>						
<i>Favites virens</i>											
<i>Fungia fungites</i>								
<i>Fungia scutaria u. sp.</i>								
<i>Galaxea fascicularis</i>											
<i>Goniastrea pectinata</i>		
<i>Goniastrea retiformis</i>									

Tabelle 13 (2. Fortsetzung)

Zonen \triangleright Arten \triangleleft	Grobsand- und Strandfelszone	Geröllflaster- und Sandzone	Seegrasszone	Horstzone			Mikroatoll- zone	Rückriff	Riffplattform	Kanalsystem	Riffkante und Riffhang	Vorriff
				Sargassum- Zone	stypodium- Zone	Weichkorallen- zone						
Cnidaria-Madrepোরaria, Fortsetzung												
<i>Goniopora</i> sp.										-----	-----
<i>Gyrosmlia interrupta</i>						
<i>Herpolitha limax</i>										-----	-----
<i>Hydnophora exesa</i>								-----		
<i>Leptastrea solida</i>										-----	-----
<i>Leptastrea transversa</i>							
<i>Lobophyllia corymbosa</i>								-----		-----	-----
<i>Montipora erythraea</i>							
<i>Montipora granulata</i>							
<i>Montipora stylosa</i>							
<i>Mycedium tubifex</i>										
<i>Pachyseris speciosa</i>							
<i>Platygyra lamellina</i>						-----
<i>Pterogyra sinuosa</i>							
<i>Pocillopora danae</i>						
<i>Pocillopora hemprichi</i>								-----		
<i>Podabacia crustacea</i>							
<i>Porites lutea</i> u. sp.								-----			-----	-----
<i>Seriatopora angulata</i> u. <i>caliendrum</i>								-----		-----
<i>Stylophora pistillata</i> u. sp.		-----			-----	-----
<i>Tubastrea (Dendrophyllia) micrantha</i>											-----
<i>Turbinaria</i> sp.										
Artenzahl Madrepোরaria	—	1	4	6	9	12	23	30	16	13	34	44
Cnidaria-Octocorallia-Alcyonaria												
<i>Cladiella pachyclados</i>				-----	
<i>Dendronephthya</i> sp.											-----	-----
<i>Heteroxenia fuscescens</i>											-----	-----
<i>Litophyton arboreum</i>				-----	-----	-----			-----	-----
<i>Nephthea albida</i>							
<i>Parerythropodium fulvum</i>										-----	-----
<i>Sarcophyton glaucum</i>										
<i>Sinularia leptoclados</i>										-----	-----
<i>Sinularia polydactyla</i>			-----	-----	-----				-----	-----
<i>Sinularia querciformis</i>							
<i>Tubipora musica</i>											-----	-----
<i>Xenia macrospiculata</i> u. sp.		
<i>Xenia mayi</i>										

Tabelle 13 (5. Fortsetzung)

Zonen \triangleright Arten \triangleleft	Grobsand- und Sstrandfelsenzone	Geröllflaster- und Sandzone	Seegrasszone	Horstzone				Rückriff	Riffplattform	Kanalsystem	Riffkante und Riffhang	Vorriff
				Sargassum- Zone	Styppodium- Zone	Weichkorallen- zone	Mikroatoll- zone					
Mollusca - Opisthobranchia, Fortsetzg. <i>Chromodoris quadricolor</i> <i>Phyllidia</i> sp.				-----
Artenzahl Opisthobranchia :	—	1	—	2	1	1	1	—	—	—	1	1
Gesamtartenzahl Gastropoda :	4	9	19	31	31	28	31	9	20	13	13	14
Mollusca - Bivalvia <i>Arca lacerata</i> <i>Asaphis deflorata</i> <i>Chama</i> sp. <i>Modiolus auricularia</i> <i>Pecten</i> sp. <i>Pinctada margaritifera</i> <i>Pinna</i> (bicolor?) <i>Pteria egyptiaca</i> <i>Spondylus gaederopus</i> sp. <i>Tapes literata</i> sp. <i>Tridacna maxima</i> <i>Tridacna squamosa</i>			
Artenzahl Bivalvia :	—	3	4	8	8	8	10	4	2	6	6	7
Mollusca - Cephalopoda <i>Octopus horridus</i>											
Gesamtartenzahl Mollusca :	4	12	23	39	39	36	42	13	22	19	19	21
Echinodermata - Crinoidea <i>Decametra chadwicki</i> <i>Heterometra savignii</i> <i>Lamprometra klunzingeri</i>												-----
Artenzahl Crinoidea :	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2
Echinodermata - Holothuroidea <i>Halodeima atra</i> <i>Halodeima edulis</i> <i>Holothuria arenicola</i> <i>Holothuria jousseaumei</i> <i>Holothuria leucospilota</i>			
Artenzahl Holothuroidea :	—	2	1	2	3	1	2	—	—	1	—	1

Tabelle 13 (6. Fortsetzung)

Zonen Arten ▽	Grobsand- und Strandfelsenzone	Geröllplaster- und Sandzone	Seegrasszone	Horstzone				Rückriff	Riffplattform	Kanalsystem	Riffkante und Riffhang	Vorriff
				Sargassum- Zone	Srypodium- Zone	Weichkorallen- zone	Mikroalgen- zone					
Echinodermata- Echinoidea												
<i>Clypeaster humilis</i>								
<i>Diadema setosum</i>								
<i>Echinometra mathaei</i>							
<i>Echinotrix calamaris</i>								
<i>Eucidaris metularia</i>								
<i>Heterocentrotus mammillatus</i>						
<i>Lovenia elongata</i>						
<i>Phyllacanthus imperialis</i>						
<i>Tripneustes gratilla</i>						
Artenzahl Echinoidea:	—	—	1	6	6	6	7	3	5	3	7	5
Echinodermata- Ophiuroidea												
<i>Ophiocoma erinaceus</i>			
<i>Ophiocoma pica</i>			
<i>Ophiocoma scolopendrina</i>		
<i>Ophiocoma valenciae</i>			
Artenzahl Ophiuroidea:	—	—	1	1	4	4	4	—	2	1	3	3
Echinodermata- Asteroidea												
<i>Asterina burtoni</i>									
<i>Fromia ghardaqana</i>										
<i>Linckia multiflora</i>			
Artenzahl Asteroidea:	—	—	—	1	1	1	2	1	2	1	2	2
Gesamtartenzahl Echinodermata:	—	2	3	10	14	12	15	4	9	6	13	13
Tunicata- Ascidia												
<i>Polyandrocarpa hartmeyeri</i>			
<i>Polycarpa mytiligera</i>										
Artenzahl Tunicata:	—	—	—	—	1	2	2	—	—	—	1	2
Gesamtartenzahl Fauna:(174)	6	15	38	77	92	91	111	63	65	54	95	112
Gesamtartenzahl Flora u. Fauna:	8	17	50	93	107	105	125	66	73	56	97	117

..... = Einzelfund ---- = verstreut ——— = häufig ■■■■ = sehr häufig, oft
 aspektbestimmend ■■■■ = massenhaft, aspektbeherrschend —●—●— = Leitarten

region des 1. Untersuchungsabschnittes; ihre ausführliche Beschreibung ist daher nicht erforderlich.

Dagegen zeigen mittleres und unteres Eulitoral eine deutlich andere Strukturierung als im Bereich des Ufersaumriffes: Vor allem bildet der Strandfels keine derart ausgedehnten Flächen. Oberhalb der mittleren Hochwasserlinie finden sich nämlich nur einige kleinere, meist grobkörnige und teilweise tief eingesandete Platten aus Konglomeratstrandfels. Ferner bildet im unteren Eulitoral feinkörniger Strandfels nur eine etwa 4×10 cm große, stufenförmig aufgegliederte Platte, deren Oberfläche von der Wassererosion zwar stark angegriffen, aber noch nicht in tiefe Wannens und Rinnen zerlegt ist. Da auch *Tetraclita squamosa* nur verstreut auf dieser Platte siedelte, konnten ihre Bauten keine lückenlosen Barrieren errichten und damit zur Entstehung von Ebnetümpeln als Lebensräumen für eine reichhaltige Tier- und Pflanzengesellschaft beitragen. Lediglich typische Strandschnecken wie *Nodilittorina millegrana* und *Nerita polita*, außerdem auch *Cerithium caeruleum* leben auf der Platte, deren seeseitiger Rand mit dichten Watten der Grünalgen *Enteromorpha clathrata* und *Ulva lactuca* bedeckt ist. Ferner birgt der grobe Mineralsand im Umkreis der Platten als einziges makroskopisch erkennbares Tier den Anomuren *Hippa picta*. Die Beleuchtungsintensität der Uferregion betrug natürlich 100 % des vollen Tageslichtes. Uferbrandung und Rücklauf waren zur Untersuchungszeit stets schwach und daher von nur geringer Bedeutung für die Umschichtung der Gemeineteile des Strandes.

Trotz dieser meist ruhigen Pendelbewegung mit allmählicher Wasserversetzung nach Süden haben Brandungsrücklauf und Uferlängsströmung unterhalb der Strandfelszone einen etwa 0,3 m tiefen Uferkanal ausgewaschen. Sein Untergrund zeigt zwei zur Uferlinie parallele Strukturzonen: Beiderseits der Niedrigwasserlinie bilden dichtgepackte Gerölle von maximal Faustgröße ein sandgefugtes, seewärts sanft abfallendes Pflaster, das teilweise ebenfalls mit *Ulva* und *Enteromorpha* bedeckt ist. An das Geröllpflaster schließt sich eine 6 bis 9 m breite, gegen die Rifflagune wieder etwas ansteigende Sandzone an. Hier beträgt die Beleuchtungsstärke je nach dem Grad der Luftuntermischung und der durch Turbulenz erzeugten Wassertrübung in der inneren Brandungszone zwischen 65 und 90 %, meist um 80 % des vollen Tageslichtes. Nach dem lockeren Bodengrund der Sandzone zu urteilen, treten freilich gelegentlich auch kräftigere Brandungsbewegungen und Uferlängsströmungen auf, die den Untergrund immer wieder umlagern. Darin mag in Verbindung mit dem periodischen Trockenfallen des Uferkanales bei extremem Niedrigwasser und lang anhaltenden Nordwinden eine Ursache für die sehr schwache Besiedlung dieser Zone gesehen werden: Auf ihrer Oberfläche wurden nämlich mit Ausnahme der Blualge *Lyngbya aestuarii* und wenigen an Geröllen angehefteten Muscheln wie *Modiolus auricularia* keine bemerkenswerten größeren Algen und Tiere gefunden. Dagegen kamen im Untergrund wenigstens einige im Sand grabende Raubschnecken vor wie *Nassarius* sp., *Polynices mamilla* und die Coniiden *Conus tessulatus* und *Puncticulis arenatus* sowie die Seegurke *Holothuria leucospilota*.

Während der Uferkanal des Ufersaumriffes wegen seines vom Eulitoral her austreichenden Strandfels-Untergrundes eindeutig zur Uferregion gerechnet werden konnte (p. 272), ist seine Zugehörigkeit zu dieser hier weniger offensichtlich: Sein Bodengrund, Geröllpflaster und Sand, das periodische Trockenfallen, seine Zugehörigkeit

Lagunensaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung der Uferregion

Supralitoral (Spritzwasser- zone) wechselnd	Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m			Oberstes Sublitoral
	Oberes	Mittleres	Unteres	
	Eulitoral (Gezeitenzone)			
	2 m	2-3 m	2-3 m	9-12 (0,3) m
Strukturzonen				
Grobsandzone		Strandfelszone		Uferkanal
Spülsaum		Mischsandzone	Geröllpflasterzone	Sandzone
Substratzonen mit Herkunft				
mineralischer Grobsand und Geröll sowie organogene Gemeineteile		Konglomerat- und reiner Strandfels		sand-gefügtes Geröllpflaster
Granite, Aplite, Diorite; Rhyolith, Dacit, Andesit, Basalt; tierische Schalen, Kalkalgen, Korallen		kleine Plattenreste	4 × 10-m-Platte	Mischsand mit Mulm
		mineralische und organogene Sande, Gerölle und Schalen durch Kalkausfällung verfestigt		mineralische Gerölle und Sande
Wasserbewegungszonen mit Bedeckungsdauer				
Spritzzone der Uferbrandung	äußere Brandungszone der Uferbrandung		innere Brandungszone der Uferbrandung	
	regelmäßige, 2× täglich wechselnde kürzere bis längere Überflutung durch Gezeiten		fast ständige Wasserbedeckung, periodisch trockenfallend	
	keine Ebnetümpel		Windwellen, Rücklauf und Uferlängsströmung	
Spritzer je nach Stärke der Brandung	mit den Gezeiten auflaufende oder zurückweichende Brandung, Brandungsrücklauf senkrecht zum Ufer bzw. von diesem schräg zum Uferkanal		Vertikaloszillation, seitliche Wasser- versetzung	
überwiegend Vertikaloszillation mit geringer Wasserturbulenz und Stärke				
Beleuchtungsintensität				
Starklichtzone mit Beleuchtungsstärken von 100 % oder fast 100 % des vollen Tageslichtes, im Uferkanal 65-90 %, meist 80 %				
Biophysographische Zonen				
	<i>Hippa picta</i> -Zone	<i>Enteromorpha</i> -Zone		<i>Lyngbya aestuarii</i> -Zone
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)				
		<i>Nodilittorina millegrana</i> , <i>Cerithium caeruleum</i> , <i>Nerita polita</i> , <i>Tetraclita squamosa</i> , <i>Modiolus auricularia</i>		<i>Nassarius</i> , <i>Polynices</i> , <i>Conus tessulatus</i> , <i>Puncticulis</i> , <i>Holothuria leucospilota</i>
Flora (4)			2	2
Fauna (20)	1		6	15

zur inneren Brandungszone, seine Entstehung vor allem durch die Pendelbewegung der Uferbrandung sprechen für eine Zurechnung zur Uferregion. Die Artenzusammensetzung seiner Besiedlung, die normalerweise ständige Wasserbedeckung und der gleitende Übergang in die Rifflagune könnten jedoch auch eine Zuordnung zu dieser rechtfertigen. Aus Gründen der leichteren Vergleichbarkeit zwischen den beiden Untersuchungsabschnitten wird daher der Uferkanal auch hier der Uferregion zugerechnet. Tabelle 14 faßt die wichtigsten Beobachtungen aus der Uferregion nochmals zusammen.

Rifflagune

Seewärts geht der Uferkanal ohne scharfe Grenze in die Rifflagune über, die im Untersuchungsabschnitt etwa 90 m breit und von 0,3 bis 2,3 m tief ist (Abb. 11). Strukturell läßt sie sich in wenigstens drei nach ihrer Beschaffenheit unterscheidbare Abschnitte gliedern, in die uferseitige Seegraszone, in die anschließende Horstzone und die seeseitige Mikroatollzone, aus der sich das Rückriff der Riffrone erhebt. In ihrer Gesamtheit ist die Rifflagune also mit dem sog. *back reef* identisch. Berücksichtigt man aber die optisch hervortretende Besiedlung der Lagune, dann lassen sich im Bereich der Horstzone nochmals zwei Teilzonen unterscheiden, deren eine von Algenbewuchs geprägt wird, während die andere ein eindeutiges Vorherrschen von Weichkorallen zeigt. Im Gegensatz zur einheitlichen Seegraszone bestehen Algenzone, Weichkorallenzone und Mikroatollzone wiederum aus je zwei biophysiographischen Zonen. Wenn auch alle Zonengrenzen in ihrem Verlauf vor- und zurückspringen und durch inselartige Auflösung der von ihnen umschriebenen Bestände oft verwischt erscheinen, verlaufen sie im Grunde doch parallel zur Uferlinie. Sie können daher nachstehend als Beschreibungshilfen zur Unterteilung der Rifflagune verwendet werden.

Als ufernächste Strukturzone erstreckt sich die *Seegraszone* (Abb. 7a und 11) über einen durchschnittlich 25 m breiten und von 0,4 bis 0,6 m tiefen Streifen mit feinem Sand- oder Sandschlamm Boden. Dichte, nur durch einzelne Sandschlamminseln aufgelockerte Bestände von *Halodule uninervis* charakterisieren die gleichnamige biophysiographische Zone (Abb. 7a). Gegen das Ufer hin wird ihr Bewuchs, in den sich auch *Halophila stipulacea* als weitere Potamogetonacee mischt, allmählich lichter, während er sich seewärts in einzelne, von Braunalgenkolonien unterbrochene Areale auflöst. Faust- bis kopfgroße Korallenbruchstücke als letzte Reste ehemals ausgedehnter Korallenfelshorste oder lebender Einzelkolonien finden sich verstreut in den schlammigen Bodengrund eingebettet. Sie zeigen nur in Ausnahmefällen noch lebenden Korallenwuchs wie etwa von *Stylophora pistillata* (Abb. 7a), sind dagegen meist von verschiedenen Algen besiedelt, u. a. von *Dictyota indica* und *Champia irregularis*. An Tieren konnten neben den vom Uferkanal her bereits bekannten, im Sand lebenden Formen nunmehr auch auf dem Substrat lebende Arten festgestellt werden: Einige von ihnen wie die Seegurke *Halodeima atra* leben vorzugsweise auf kleinen Feinsand- und Schlamminseln zwischen Seegras, andere wie die Prosobranchier *Trochus erythraeus* und *Strombus mutabilis* konzentrieren sich stärker im Umkreis der kleinen Korallenhorste oder hausen in deren Ritzen und Löcher wie der Seeigel *Echinometra mathaei* und der Schlangensterne *Ophiocoma scolopendrina*. Insgesamt fanden sich im Bereich der Seegraszone 12 Vertreter der Flora und 38 der Fauna.

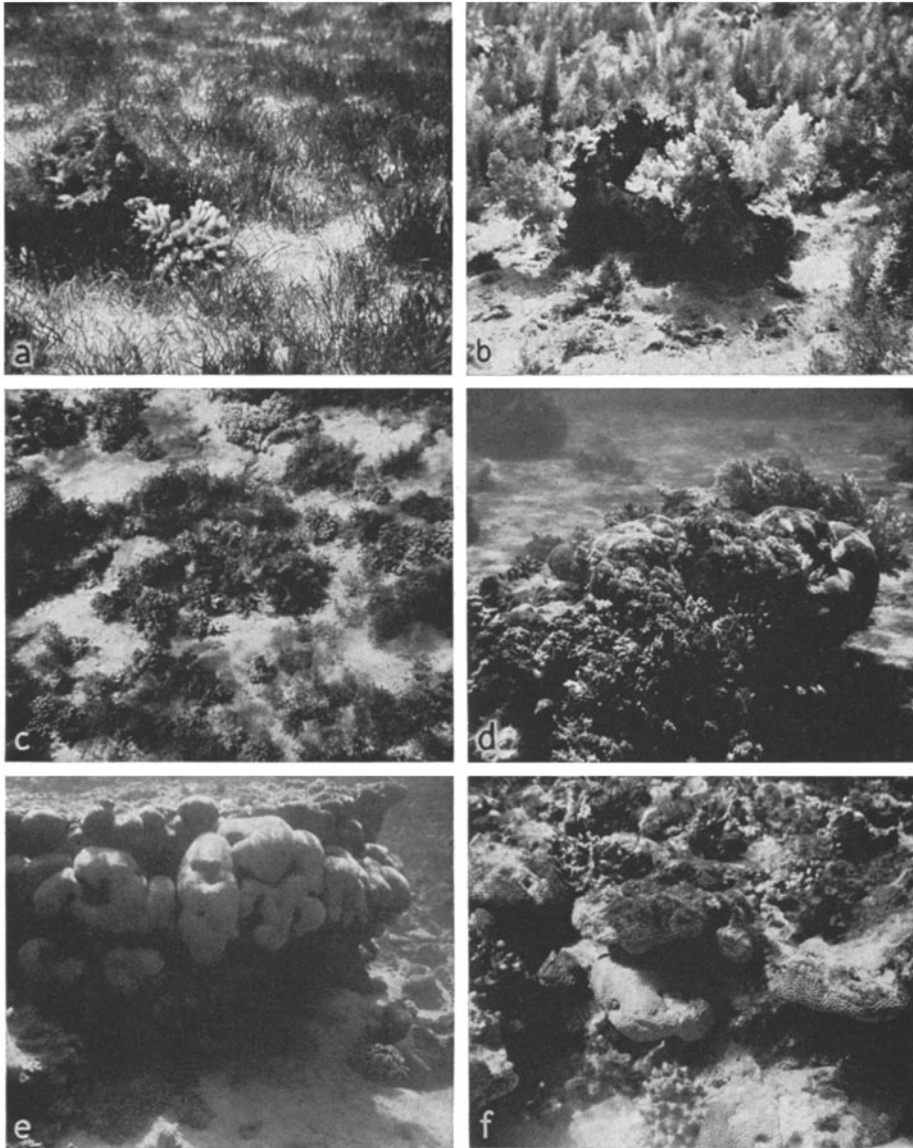


Abb. 7: Ausschnitte aus dem Lagunensaumriff – I: (a) *Halodule uninervis*-Zone mit kleiner *Stylophora pistillata*-Kolonie; (b) *Sargassum dentifolium*-Zone mit stark erodiertem Korallenhorst, darauf *Litophyton arboreum*-Kolonie; (c) Grenze der *Stypopodium zonale*-Zone zur *Sinularia-Cladiella*-Zone, in der Bildmitte *Stypopodium zonale* von *Sinularia leptoclados* umgeben; (d) weitgehend von *L. arboreum* überwachsenes Mikroatoll aus *Platygyra lamellina* in der Mikroatollzone der Rifflagune; (e) Rückriffabschnitt mit großer Stufe aus *Platygyra lamellina*, Blickrichtung seawärts; (f) treppenförmige Rückriffstufe aus *Goniastrea pectinata*

Die Beleuchtungsstärke der Seegrasszone entspricht mit ungefähr 65 % des vollen Tageslichtes der des Uferkanals und sinkt unter diesen Wert nur, wenn das Feinsediment des Untergrundes durch stärkere Wasserbewegung aufgewühlt wird. Im allgemeinen aber stellen die Seegrasswiesen des Lagunensaumriffes eine Zone ruhiger Windwellenbewegung dar, die durch eine schwache, südwärts streichende Uferlängsströmung unterlagert wird. Daher können sich in diesem Abschnitt der Lagune auch die am weitesten transportierten Feinpartikel absetzen. Sie tragen wesentlich zur Schlammnatur des Bodengrundes bei, bilden aber auch auf den Seegrasspreiten, auf Korallenfelsruinen und selbst auf lebenden Vertretern der lokalen Fauna wie *Halodeima* einen mehlig Belag. Bei extremem Niedrigwasser kann die Seegrasszone zwar auch noch gelegentlich trockenfallen. Dann aber legen sich die mit Kalkschlamm bedeckten Seegrassblätter als schützender Überzug auf den Boden und mildern derart die negativen Auswirkungen des Trockenfallens auf die dort lebende Fauna ab.

Während der flach-wellige Bodengrund der Seegrasszone keine nennenswerten Erhebungen aufweist, ändert sich dieses Bild mit Erreichen der seewärts anschließenden, 35 bis 38 m breiten *H o r s t z o n e* (Abb. 11): Zahl und Umfang der aus dem Sand-schlamm-boden aufragenden, meist scharfkantig erodierten und oft bizarr geformten Korallenhorste nehmen mit wachsender Tiefe deutlich zu und bilden im tiefsten Teil der Lagune nahe dem Rückriff oft ausgedehnte Korallenfelsflächen. Sonst aber steht fester Korallenfels als Lagunenboden nur an wenigen Stellen sichtbar an; meist war er zur Untersuchungszeit von einer zentimeter- bis dezimeterdicken Schicht feinkörnigen organogenen Sandes mit Kalkschlammbeimengung bedeckt. Bis zum Rückriff fällt der Lagunenboden von etwa 0,5 auf 2,3 m Tiefe ab, im Bereich der Horstzone auf etwa 1,5 m. Entsprechend nahm nach unseren Messungen auch die Beleuchtungsstärke ab, nämlich im Bereich der Horstzone von 65 % des vollen Tageslichtes auf etwa 22,5 % und bis zum Rückriff auf 12 bis 13 %. Dagegen nahm in gleicher Richtung die Intensität der Wasserbewegung zu: So setzte die über der Seegrasswiese noch schwache Küstenlängsströmung nahe dem Rückriff bereits mit 5 cm/s (180 m/st) Geschwindigkeit südwärts. Dazu wurde sie von einer dem Wind unterworfenen, gegen das Ufer gerichteten Oberflächenströmung überlagert, deren Geschwindigkeit und Wellenhöhe uferwärts immer mehr abnahmen.

Diese allmählichen Veränderungen der Beleuchtungs- und Wasserbewegungsstärke spiegeln sich auch in der wechselnden Besiedlung innerhalb der Horstzone wider: Während ihre heller beleuchteten, aber schwächer bewegten flacheren Abschnitte nahe der Seegrasszone überwiegend Algenbewuchs zeigen, herrschen in der schwächer beleuchteten, aber stärker bewegten tieferen Region Weichkorallen vor. Dabei sind die Korallenhorste im ufernahen Teil sekundär nur teilweise mit Algen und Weichkorallen besetzt. Erst mit zunehmender Tiefe bilden letztere auf dem Korallenfels größere Bestände, bis auch diese immer mehr von massig wachsenden lebenden Steinkorallenkolonien verdrängt werden, die schließlich nahe dem Rückriff ausgedehnte Mikroatollen formen. Dieser letzte Lagunenabschnitt wird daher als *M i k r o a t o l l z o n e* bezeichnet; sie leitet bei ungefähr 100 m Entfernung zum Ufer in das Rückriff der Riffkronen über. Strukturell zeigen Horstzone und Mikroatollzone also eine gewisse Einheitlichkeit mit nur allmählichen Veränderungen ihres Aspektes. In ihrer Besiedlung treten dagegen entsprechend den sich ändernden Einwirkungen der abiotischen Fakto-

ren jeweils unterschiedlich zusammengesetzte Tier- und Pflanzengemeinschaften auf mit bestimmten Leitarten, die insgesamt sechs verschiedene biophysio-graphische Zonen charakterisieren:

Von ihnen gehören zwei der sog. Algenzone an (Abb. 7 b, c und 11), dem ufernäheren Teil der Horstzone, nämlich die *Sargassum dentifolium*-Zone auf einem annähernd 18 m breiten, an die Seegrasszone anschließenden Streifen und die seewärts folgende, etwa 10 m breite *Stypopodium zonale*-Zone. In ersterer bildet die namensgebende Braunalge *Sargassum dentifolium* lichte, aber geschlossene Bestände (Abb. 7b), indem ihre Thalli nicht nur auf kleinen Korallenbruchstücken haften wie in der Seegrasswiese, sondern auch auf den hier offen zutage tretenden Korallenfelsflächen der ehemaligen Riffplattform. Daneben siedeln auf den verstreuten Korallenhorsten noch die Braunalge *Stypopodium zonale* und die Rotalgen *Champia irregularis* und *Galaxaura lepidescens*. Mit insgesamt 16 Pflanzenarten zeigte die *Sargassum*-Zone die vielgestaltigste Flora unter den Einzelzonen des Lagunensaumriffes, doch war auch die Fauna reich vertreten: So wurden vor allem auf den hochragenden Korallenhorsten kleine Kolonien der Hydrokoralle *Millepora exaesa* und der Steinkorallen *Favia pallida*, *Goniastrea pectinata* und *Stylophora pistillata* gefunden, aber auch solche der Weichkorallen *Litophyton arboreum* und *Sinularia polydactyla*. Auf den freien Sandflächen beider Algenzonen war die Seegurke *Halodeima atra* häufiger als in der *Halodule uninervis*-Zone. Korallenhorste und Korallenbruchstücke erwiesen sich als besonders geeignete Sammelplätze für viele Vertreter der mobilen Fauna wie Krebse, vor allem *Alpheus*-Arten, Schnecken, unter ihnen besonders die räuberische *Fusus polygonoides*, und einige kleinere Echinodermen wie *Echinometra mathaei*, *Linckia multiflora* und *Ophiocoma scolopendrina*.

Während die Seegrasswiese ziemlich unvermittelt von den *Sargassum*-Beständen abgelöst wird und die gemeinsame Grenze beider Zonen überall leicht verfolgt werden kann, erscheint die Abgrenzung der *Sargassum dentifolium*-Zone zur seewärts folgenden *Stypopodium zonale*-Zone nicht so eindeutig. Beide Braunalgen siedeln nämlich auf Korallenfels nebeneinander (Abb. 7c), und erst allmählich überwiegen die stellenweise dichten Bestände der aspektbestimmenden, breitblättrigen *Stypopodium zonale* und der schmalblättrigen *Dictyota indica*. Auch die übrige Algenflora war in dieser Zone besonders arten- und individuenreich; einzelne von ihnen wie *Halimeda tuna*, *Colpomenia sinuosa*, *Cystoseira myrica*, *Hydroclathrus clathratus* und *Padina pavonica* erreichten hier sogar ihre größte Häufigkeit. Die Zusammensetzung der Begleitfauna erscheint nur geringfügig verändert gegenüber der in der *Sargassum*-Zone; lediglich die gestiegene Zahl von *Tripneustes gratilla* hängt offenbar mit dem dichteren Auftreten von Korallenhorsten zusammen. Im übrigen tragen diese nunmehr ziemlich regelmäßig kleine Kolonien sekundär angesiedelter Stein- und Weichkorallen. Natürlich setzt sich der Algenbewuchs, wenn auch bei rasch abnehmender Dichte, noch in der anschließenden Lagunenregion fort. An seine Stelle treten aber immer mehr Weichkorallen und bilden derart auf einem etwa 12 m breiten Streifen eine charakteristische Weichkorallenzone. Während an den Korallenbruchstücken der Seegrasswiese bereits einzelne niedrigwüchsige *Parerythropodium*- und *Xenia*-Kolonien zu finden waren, bilden nunmehr ausgedehnte Bestände der rasenförmig wachsenden *Cladiella pachyclados* und der *Sinularia*-Arten *S. leptoclados* und *S. polydactyla* eine ungefähr

5 m breite *Sinularia-Cladiella*-Zone. Bemerkenswerterweise besiedeln diese Arten nicht nur Korallenfelsruinen, sondern häufiger noch unmittelbar den flachen Lagunenboden, wobei sie die Sandoberfläche kaum überragen. Als Anheftungssubstrat dienen ihnen dabei lose eingebettete oder nachträglich verschüttete Korallenbruchstücke. Auch im Vorriff trat *Sinularia leptocladus* noch einmal verstärkt auf, aber nicht in der gedrungenen Polsterform wie in der Rifflagune, sondern als langgestreckte, häufig von aufragenden *Acropora*-Kolonien ins freie Wasser hängende Stöcke.

An die *Sinularia-Cladiella*-Zone schließt sich seewärts ein etwa 7 m breiter Streifen an, in dem die buschigen Kolonien der Weichkoralle *Litophyton arboreum*, auf Hartsubstrat siedelnd, überwogen. Daher läßt sich hier eine *Litophyton arboreum*-Zone benennen. Doch kann die Aufteilung der verschiedenen Weichkorallenarten in getrennte Wuchsareale auch von lokalen Faktoren beeinflusst sein. Immerhin entspricht aber die Anordnung der beiden biophysiographischen Zonen des Weichkorallenareales in der Rifflagune einer gleichartigen Anordnung auf dem Riffdach des untersuchten Ufersaumriffes (vgl. p. 276 und Abb. 6). Im Vergleich zu den ufernäheren Algenzonen fanden sich im Untergrund der Weichkorallenzone nur kleine Flächen aus anstehendem festem Korallenfels. Vielmehr nahm die Schichtdicke des Kalksand-schlammes seewärts zu und erreichte in Mulden oft mehrere Dezimeter Höhe. Dagegen wurden die Korallenhorste in gleicher Richtung immer voluminöser und boten daher einer beträchtlichen Anzahl von Tieren Unterschlupf, unter ihnen auch zahlreiche *Diadema setosum* (Abb. 9f). Gerade diese Art kann sich tagsüber bei fehlenden Versteckmöglichkeiten als Schutzverhalten auch auf freiem Lagunenboden in größeren Schulen versammeln.

Den restlichen, etwa 23 bis 25 m breiten Lagunenabschnitt bis zum Rückriff nimmt die von 1,6 bis 2,3 m Tiefe abfallende Mikroatollzone ein (Abb. 7d und 11). Aus ihrem überwiegend feinsandigen Boden ragen ausgedehnte Korallenfelsflächen, deren Durchmesser vereinzelt bis zu 6 m betragen kann, gelegentlich bis nahe unter die Wasseroberfläche. Mehr noch als die kleinen Korallenhorste der ufernäheren Zonen vertiefen diese großflächigen Horste den Eindruck, daß es sich bei ihnen um Reste der durch Wassererosion zerstörten ehemaligen Rifflattform handelt, die erst sekundär wieder besiedelt wurden. Dabei nehmen mit wachsender Wassertiefe die Bewuchsareale lebender Korallen auf den toten Korallenfelsflächen zu. Gleichzeitig werden hier die Weichkorallen immer mehr durch massig wachsende Steinkorallen ersetzt. Während in den ufernäheren Bereichen der Lagune vor allem *Favia*- und *Goniastrea*-Arten meist nur an den Seiten oder auf den Unterseiten der kleinen Korallenfelsruinen zu finden waren, bilden sie hier sowohl zahlreiche niedrige, kuppelförmig-gerundete Kolonien als auch höhere, häufig ausgedehnte Mikroatolle. Besonders auffallend war ein mit seiner Längsachse zur Uferlängsströmung ausgerichtetes, 8×6 m messendes Mikroatoll von *Platygyra lamellina*, dessen lebende Anteile wie bei einem Baumschwamm in mehreren Etagen halbringförmig ineinandergriffen. Dieses Mikroatoll lag zwar dicht außerhalb des eigentlichen Untersuchungsstreifens, wurde aber als charakteristisches Strukturelement in die Untersuchungen und in den Faltpfan der Abbildung 11 miteinbezogen. Auf jeden Fall weist das gehäufte Auftreten von Mikroatollen in dieser Zone darauf hin, daß extremes Niedrigwasser gelegentlich sogar noch diesen Bereich der Rifflagune beeinflussen kann.

Der biophysiographische Aspekt der Mikroatollzone wird vor allem durch die massig wachsenden Steinkorallen und die gelben Büsche von *Litophyton arboreum* geprägt (Abb. 7d), die teils auf den abgestorbenen Zentren der Mikroatolle siedeln, teils auf losem Korallenschutt. Unter den Madreporariern herrschen neben der in der ganzen Zone häufigen *Goniastrea pectinata* als strukturbestimmende Arten im uferseitigen Abschnitt *Favia pallida* vor und im seeseitigen die Hirnkoralle *Platygyra lamellina*. Daher können an der Mikroatollzone trotz zahlreicher struktureller Gemeinsamkeiten zwei biophysiographische Zonen unterschieden werden, nämlich eine *Favia-Goniastrea-Litophyton-Zone* und eine *Platygyra-Goniastrea-Litophyton-Zone* (Abb. 11). Neben den namengebenden Arten waren noch weitere massig wachsende Steinkorallen der Gattungen *Favites* und *Cyphastrea* vertreten sowie als einzige verzweigte, in nennenswerter Anzahl vorkommende Form *Stylophora pistillata*. Sie wurde teils in engbegrenzten, geschlossenen Beständen auf dem Lagunenboden, teils als kleine gedrungene Kolonien auf den Korallenhorsten gefunden. Außerdem siedelten auf den Korallenfelsflächen Assoziationen verschiedener Braunalgen. Insgesamt lassen sich also gegen das Rückriff hin eine stete Abnahme des Algenbewuchses und gleichzeitige Zunahme lebender Korallen, nämlich zunächst von Weichkorallen und dann von Steinkorallen, feststellen.

Vor allem innerhalb der Horstzone und der Mikroatollzone bieten die vielgestaltigen Hartstrukturen der Korallenstöcke, Korallenhorste und Mikroatolle zusammen mit den umgebenden Sandflächen und den eingestreuten Algenbeständen eine Vielzahl unterschiedlich geformter Kleinlandschaften als genau definierbare Lebensräume. Sie erfüllen die Lebensansprüche ganz spezifisch zusammengesetzter Biozöosen, deren wichtigste Mitglieder nachstehend vorgestellt werden sollen: Als weitere Kalkbildner neben Kalkalgen und Steinkorallen besiedeln vor allem die Orgelkoralle *Tubipora musica* und die Hydrokorallen *Millepora exaesa* und *M. platyphylla* die Korallenhorste der Mikroatollzone. Der Polychaet *Eupolyornia nebulosa*, der in Ritzen verborgen seine Tentakel als Leimruten benützt, lebt von detritusreichen Sedimenten, die überall in der Lagune anfallen. Ebenso ernähren sich von Detritus die zahlreichen Alpheiden in den Nischen zwischen Korallen und der große Einsiedlerkrebs *Dardanus lagopodes* in Hohlräumen unter den Korallenblöcken. Dagegen findet sich die Krabbe *Matuta lunaris* in Sandmulden eingegraben. Insgesamt lassen sich in Horstzone und Mikroatollzone mit 12 Dekapodenarten fast alle im Untersuchungsabschnitt festgestellten Crustaceen nachweisen.

Die arten- und individuenreichsten Tiergruppen dieses Lagunenbereiches bilden freilich Mollusken und Echinodermen mit 50 bzw. 17 festgestellten Arten, darunter allein 38 Gastropodenarten und 11 Muschelarten. Gerade sie tragen dazu bei, daß Horstzone und Mikroatollzone zu den artenreichsten Zonen des ganzen Untersuchungsabschnittes gehören, auch bei Berücksichtigung des Umstandes, daß für das Vorriff wesentlich weniger Sammelzeit zur Verfügung stand. Unter den Schnecken fanden sich *Cerithium erythraeonense* und *C. caeruleum* bevorzugt in detritusreichen Sanden und daher mit ihrem Maximum im Algengürtel der Horstzone. Die räuberische *Fusus polygonoides* ist dagegen auf andere Mollusken als Beutetiere spezialisiert. *Haliotis pustulata* und weitere *Haliotis*-Arten sind sicherlich häufiger als in Tabelle 13 angegeben, da sich diese Arten tagsüber in tiefen, oft nur schwer zugänglichen Nischen

der Korallenhorste versteckt halten. Während von *Murex ramosus* zahlreiche lebende Exemplare auf festem Substrat gefunden wurden, waren es von der im Sand lebenden *Murex tribulus* nur vereinzelte Schalenreste. Auch *Trochus erythraeus* und *Turbo radiatus* sind als Algenabweider über die Horstzone weit verbreitet, während der sedentäre *Serpulorbis inopertus* mit seinem Schleimfangnetz nur am festen Substrat der toten Korallenhorste haftet. Unter den Muscheln waren *Arca*-Arten, darunter vor allem *A. lacerata*, und juvenile Exemplare von *Tridacna squamosa* ebenfalls an feste Substrate geheftet. *Asaphis deflorata* fand sich dagegen regelmäßig im Sand.

Von den Echinodermen seien für die ufernäheren Sandflächen der Lagune vor allem zahlreiche Individuen der langgestreckt-schlängelförmig gebogenen Seegurke *Halodeima atra* erwähnt und *Echinometra mathaei* als der am weitesten gegen das Ufer hin vordringende Seeigel. Er wird seewärts von *Tripneustes gratilla* abgelöst, der sein Maximum in den detritusreichen *Stypopodium*- und Weichkorallenzonen hat, während der langstachelige *Diadema* die vielfältigen Versteckmöglichkeiten der tieferen Weichkorallenzone und der Mikroatollzone bevorzugt. *Ophiocoma scolopendrina* und *Linckia multiflora* waren regelmäßig unter Korallenbruchstücken zu finden. Mit mindestens 18 Vertretern der Flora und 123 der Fauna erwies sich das Sammelergebnis innerhalb der Rifflagune als das höchste unter allen Abschnitten des Untersuchungsmodells Lagunensaurriff. Die auffälligsten Fakten aus der Rifflagune finden sich in Tabelle 15 nochmals zusammengestellt.

Rückriff und Riffplattform

In 100 bis 105 m Entfernung vom Ufer erhebt sich aus der Rifflagune als deren seeseitige Begrenzung das Rückriff der Riffkrone. Als deren Oberfläche erstreckt sich zwischen Rückriffkante und seeseitiger Riffkante die 25 bis 37 m breite, leicht seewärts geneigte Riffplattform. Sie wird im folgenden, zusammen mit dem Rückriff, beschrieben.

Das Rückriff (Abb. 7e, f und 11) bildet auf einem etwa 4 m breiten Streifen parallel zur Uferlinie eine 1,3 bis 1,8 m über den Lagunenboden bis dicht unter den Niedrigwasserspiegel aufragende, mehr oder weniger senkrechte Stufe. Gelegentlich ist diese Stufe, mit deren Oberkante die Riffplattform beginnt, nochmals treppenartig unterteilt (Abb. 7f), immer aber durch Einschnitte und Vorsprünge gegliedert (Abb. 11). Ihre Steilwände bestehen wie die scharfkantigen Korallenhorste der Lagune aus ebenso kräftig erodiertem Korallenfels und zeigen vereinzelt noch brückenartige Verbindungen zu diesen. Meist aber sind sie mit konsolenartig gegen den freien Wasserraum der Lagune vorgewölbten Mikroatollen besetzt (Abb. 7e), die 2 bis 3 m Durchmesser erreichen können. Auch das bereits auf p. 304 erwähnte, 8 × 6 m messende und in mehreren Etagen aufsteigende Mikroatoll gehört zweifellos noch zum Rückriff, wenn es auch, aus dessen geschlossener Front herausgelöst, nunmehr in die Mikroatollzone überleitet. Schließlich sind aus dem Bereich des Rückriffes noch zwei Einschnitte zu nennen (Abb. 11), die sich seewärts canyonartig vertiefen und bereits zum Kanalsystem gehören, wo sie näher besprochen werden sollen.

Konnte schon innerhalb der Rifflagune eine stete Zunahme des Aufwuchses leben-

Tabelle 15

Lagunensaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung der Rifflagune

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m			
Oberstes Sublitoral			
25 (0,4-0,6) m	18 (0,5-1,1) m	12 (1-1,7) m	23-25 (1,6-2,3) m
Strukturzonen			
Horstzone			
Seegrasszone	Algenzone	Weichkorallenzone	Mikroatollzone
Substratzonen mit Herkunft			
Seegrasswiese mit Sandschlamm- böden, Korallen- bruchstücken und Kalkmulmüberzug teils mineralischer, teils organogener Sand und Kalk- mulm	sandschlamm- und sandbedeckter Lagunenboden mit seewärts zunehmendem Lebendbewuchs und umfangreichen Korallenfels- flächen als:		
	kleine Horste mit Algen	größere Horste mit Weichkorallen	Mikroatolle mit Steinkorallen
	Gemenge überwiegend organogener Sande, Kalkschlamm und tierischer Schalen über Korallenfelsflächen als den Resten des durch Wassererosion zerstörten ehemaligen Riffdaches		
Wasserbewegungs zonen mit Bedeckungsdauer			
Zone ruhiger Windwellenbewegung und mäßiger Uferlängsströmung nur seltenes Trockenfallen bei extremem Niedrigwasser und langanhaltenden Nord- winden, gelegentlich mit starker Auskühlung der Oberfläche, dann Schutz durch Schlammbelag dann Mikroatoll- und Seegrassschicht entstehung			
gegen das Ufer hin auslaufende, an Höhe und Geschwindigkeit abnehmende Windwellen und Restwellen der Riffbrandung; gegen das Rückriff hin stärker werdende, 5 cm/s Geschwindigkeit erreichende, südwärts setzende seitliche Wasserverlagerung der Ufer- längsströmung			
Beleuchtungsintensität			
durchwegs Starklichtzone mit Beleuchtungsstärken von etwa 65 %	65 %	65-22,5 %	65-12,5 %
des vollen Tageslichtes; nur unter Korallenblöcken Schatten			
Biophysographische Zonen			
<i>Halodule uni- nervis</i> -Zone	(1) <i>Sargassum dentifolium</i> -Zone (2) <i>Styopodium zonale</i> -Zone	(1) <i>Sinularia- Cladiella</i> -Zone (2) <i>Litophyton arboreum</i> -Zone	(1) <i>Favia-Gonia- strea-Litophyton</i> - Zone (2) <i>Platygyra- Goniastrea- Litophyton</i> -Zone
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)			
<i>Halophila stipula- cea</i> , <i>Champia irregularis</i> , <i>Morula granulata</i> , <i>Ceri- thium caeruleum</i> Flora (18) 12 Fauna (123) 38	<i>Halimeda tuna</i> , <i>Cerithium erythraeonense</i> , <i>Halodeima atra</i> , <i>Linckia multiflora</i> 16 15 77 92	<i>Fusus polygonoides</i> , <i>Murex ramosus</i> , <i>Dardanus lagopodes</i> , <i>Tripneustes gratilla</i> 14 91	<i>Eupolymnia nebu- losa</i> , <i>Stylophora pistillata</i> , <i>Diadema setosum</i> , <i>Turbo radiatus</i> 14 111

der Steinkorallen beobachtet werden, zuletzt mit etwa 10 bis 20 % Anteil an der Gesamtbesiedlung des Korallenfels, so beträgt dieser Anteil am Rückriff sogar über 30 %. Wahrscheinlich ist diese starke Zunahme eine Folge des intensiven Wasseraustausches über die Rückriffkante hinweg. Wie schon in der Mikroatollzone, bestimmen auch hier wiederum massig wachsende Steinkorallen den biophysographischen Aspekt dieser Strukturzone (Abb. 7e und f): Als Leitarten treten *Favia*, *Platygyra* und *Porites* hervor. Aber auch *Goniastrea*- und *Cyphastrea*-Arten bedecken zuweilen quadratmetergroße Flächen lückenlos mit lebendem Korallengewebe. Alle diese massig wachsenden Arten bilden teils mächtige, gelegentlich bis 2 m messende Kuppeln, teils oder sogar vorwiegend ausgedehnte Mikroatolle. Verzweigte Steinkorallen wie *Stylophora* und *Acropora* fanden sich dagegen nur verstreut an Oberkante und Basis des Rückriffes.

Wie soeben angedeutet, findet am Rückriff ein lebhafter Wasseraustausch statt: Längs der Rückriff-Front bewegt sich die Uferlängsströmung mit etwa 5 bis 6 m/s südwärts. Überlagert wird diese Strömung jedoch meist von einer schwachen Vertikaloszillation mit pendelnder Bewegung gegen die Lagune. Sie wird durch Wassermassen hervorgerufen, die vom Wind als Brandungsrestwellen über die Riffplattform uferwärts getrieben werden und über die Rückriffstufe ins freie Wasser der Lagune absinken. Bei Flut kann diese Wasserbewegung noch verstärkt werden. Schließlich fließen Teile der auflaufenden Wassermassen über die erwähnten grabenartigen Einschnitte des Rückriffes und das Kanalsystem der Riffkrone wieder ins offene Meer vor der Riffkante ab. Je nach Intensität dieser verschiedenartigen Wasserbewegungen und Menge der von ihnen aufgewühlten Feinsedimente schwankte die Sichtweite vor dem Rückriff; sie lag teilweise unter 5 m. Dementsprechend variierte auch die Beleuchtungsintensität von 80 % des vollen Tageslichtes bei Niedrigwasser und ruhiger See bis 7,25 % bei starkem Wellengang und hoher Sedimentführung des Wassers. In den Einschnitten und Höhlungen des Korallenfels der Rückriffsteilwand fanden sich sogar Schattenpartien mit unter 1 % Beleuchtungsstärke.

Neben den eindeutig vorherrschenden und aspektbestimmenden Steinkorallen mit etwa 30 Arten treten die übrigen Vertreter von Flora und Fauna stark zurück. Nur 3 Algenarten und 63 Tierarten wurden festgestellt. Jedoch sind wenigstens einige Tierarten aus dieser Zone erwähnenswert: So fanden sich hier zum erstenmal in größerer Anzahl der im Indo-Pazifik weitverbreitete sedentäre Polychaet *Spirobranchus giganteus*, der seine Wohnröhren vornehmlich in *Porites*-Arten einsenkt und der ebenfalls in massigen Korallen lebende Krebs *Cryptochirus coralliodytes*. Die Gastropoden- und Echinodermenfauna war, entsprechend den geringeren Versteckmöglichkeiten im Vergleich zur Lagune, wesentlich ärmer. An Muscheln kamen nur ausgesprochene Plankton-Filterierer wie *Tridacna squamosa*, *Chama*- und *Spondylus*-Arten vor.

Wie der Faltpfan der Abbildung 11 ausweist, ist die R i f f p l a t t f o r m durch ein System kleinerer Rinnen und größerer Canyons mit mehr oder weniger senkrechter Ausrichtung zum Ufer gegliedert. Dadurch wird die Riffkrone in unterschiedlich große und nur teilweise zusammenhängende Pfeiler zerlegt, deren Entstehung noch ausführlich diskutiert wird (vgl. p. 341 ff.). Auch das Kanalsystem selbst wird in einem späteren Kapitel noch gesondert beschrieben (vgl. pp. 317–323). Im folgenden sollen daher nur Struktur, einwirkende Faktoren und Besiedlung der geschlossenen Flächen der Riffplattform dargestellt werden. Ihre Oberfläche ist zweifellos ein Ergebnis der ständigen

erodierenden Wirkung von Windwellen und Brandungsrestwellen und macht als Ab-
rasionsfläche des alten Riffdaches einen wenig differenzierten und nur schwach belebten
Eindruck. Auch die Ursachen hierfür sollen später noch diskutiert werden (vgl. pp.
336–338).

Je nach Tidenhub schwankt die Wasserhöhe über der Riffplattform zwischen 0,2
und 1,4 m; bei extremem Niedrigwasser kann die Oberfläche sogar gelegentlich trok-
kenfallen. Darin darf eine wesentliche Ursache für ihre auffallend schwache Besiedlung
mit lebenden Korallen gesehen werden. Während nämlich der Bedeckungsgrad lebender
Korallen an den Rändern der Riffplattform, dem Rückriff und der Riffkante etwa
30 % bzw. 30 bis 40 % der Gesamtoberfläche erreicht, liegt er dazwischen bei nur 10 %
und zeigt damit eine Abnahme jeweils von der offenen See und von der Lagune her
nach innen. Hier wird die Struktur der Riffplattform vielmehr von toten, eingegebenen
Korallenskeletten und Bruchstücken bestimmt, die zumeist von kalkinkrustierenden
Rotalgen wie *Lithothamnion* überzogen und miteinander verbacken sind. Gerade diese
Unterschiede in der Verteilung lebender Korallen und des toten Korallenfels zeigen
eindrücklich den maßgebenden Einfluß der Wasserbewegung auf den Zustand und die
Besiedlung der Einzelzonen des Riffes, hier speziell der Riffplattform. Dabei treten
über dieser zwei Komponenten auf: Die Restwellen der Riffbrandung transportieren
Wasser auf die Plattform und im Verein mit den Windwellen weiter schräg zum Ufer.
Sie überlagern dabei die mit 4 bis 8 cm/s (etwa 150 bis 300 m/st) südwärts setzende
Längsströmung. Einzelheiten zur Entwässerung der Riffkrone werden erst bei der Be-
sprechung des Kanalsystems mitgeteilt (vgl. pp. 317 ff.), dessen Verlauf einerseits den
Wasseraustausch entscheidend beeinflusst, andererseits durch diesen bestimmt wird. Na-
türlich stellt die Riffplattform wegen ihrer geringen Tiefe eine Zone hoher Beleuchtungs-
intensität dar, deren Werte freilich infolge der unterschiedlich starken Wellenbewegung
zwischen 65 und 12,5, selten sogar zwischen 80 und 7,5 % des vollen Tageslichtes
schwanken können. Nennenswerte Schattenareale finden sich in diesem Riffbereich
nicht, da die meisten Vertiefungen und Höhlungen des Korallenfels mit Sedimenten
aufgefüllt, von Sekundärbesiedlern verengt oder von Kalkalgen verbacken wurden.

Wo aber Vertiefungen zwischen den ehemaligen Korallenkolonien noch erkennbar
sind, bergen sie häufig freiliegende Fungien oder gestauchte, an den oberen Enden ab-
gestorbene und von *Lithothamnion* überkrustete Zweigkorallen wie *Acropora*, *Stylo-
phora* und *Pocillopora*. Da die kalkbildenden Rotalgen, zusammen mit den zahlreichen
Pilzkorallen, das biophysigraphische Bild der Riffplattform prägen, wird diese als
Lithothamnion-Fungia-Zone charakterisiert. Kraterförmige Einsenkun-
gen, wie sie für die Oberfläche des Ufersaumriffes beschrieben wurden (vgl. p. 274),
waren hier wesentlich seltener und ihre Ränder wenigstens teilweise von lebenden
Faviiden und *Porites* gebildet. Dazu kamen kleine Kolonien von *Millepora exaesa* und
M. platyphylla sowie in den Einsenkungen Nester von *Lobophyllia corymbosa*. Nahe
der Riffkante trat als dritte *Millepora*-Art noch *M. dichotoma* in zunächst vereinzelt,
nur bis zu 10 cm hohen, seewärts aber umfangreicher werdenden Kolonien hinzu.

Die Begleitfauna der 16 Steinkorallen- und 7 Weichkorallen-Arten war mit 42
Tierarten nicht sehr reich vertreten: Die Hälfte davon waren Gastropoden, vornehm-
lich Weidegänger an Algen wie *Clanculus pharaonis*, *Trochus dentatus*, *T. erythraeus*
und *Strombus mutabilis*. Auch *Lambis truncata sebae*, die größte Schnecke im Gebiet,

Tabelle 16

Lagunensaurriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung von Rückriff und Riffplattform

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m		
Oberstes Sublitoral		
4 (1,8–0,5) m		21–33 (0,5–1) m
Strukturzonen		
Rückriff	Riffplattform	
überwiegend lebende Besiedlung auf Rückriffkante und Oberfläche	überwiegend totes Riffdach	überwiegend lebendes Riffdach
Substratzonen mit Herkunft		
aus der Lagune steil aufragende und oft tief eingeschnittene Korallenfelsstufe mit meist lebenden Kolonien massiger Steinkorallen, oft als Mikroatolle mit mehreren m Durchmesser	durch Wassererosion eingeebnete, eingesedimentierte und durch Kanalsystem in Pfeiler zerlegte ehemalige Riffdachoberfläche mit schwacher, seewärts zunehmender Steinkorallenbesiedlung	
fester, weitgehend sedimenterfüllter und eingeebneter Korallenfels, zumeist mit dichtem Überzug kalkinkrustierender Algen		
Wasserbewegungszonen mit Bedeckungsdauer		
Äußere Brandungszone der Riffbrandung		
Rückriffsteilwandstufe stets wasserbedeckt, Mikroatollbildung durch Trockenfallen der Oberfläche bei extremem Niedrigwasser	nur seltenes Trockenfallen der Oberfläche bei extremem Niedrigwasser	nahe der Riffkante stets wasserbedeckte Korallenoberflächen
Vertikaloszillation mit Pendelbewegung gegen Lagune überlagert Uferlängsströmung mit seitlicher Wasserversetzung nach Süden	uferwärts abnehmende Wind- und Restwellen der Riffbrandung, seewärts zunehmend seitliche Wasserversetzung der Südströmung	
Beleuchtungsintensität		
durchwegs Starklichtzone mit Beleuchtungsstärken von meist 65 bis 12,5 % des vollen Tageslichtes, vereinzelt 80 bis 7,5 %, nur 1 % in Höhlungen der Rückriffsteilwand, hier größere Schattenareale	praktisch kein Schatten	
Biophysographische Zonen		
<i>Platygyra-Favia-Porites</i> -Zone	<i>Lithothamnion-Fungia</i> -Zone	
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)		
<i>Halimeda tuna</i> , <i>Goniastrea</i> , <i>Cyphastrea</i> , <i>Favites</i> , <i>Cryptochirus coralliodytes</i> , <i>Spirobranchus giganteus</i> , <i>Chama</i> , <i>Spondylus</i> , <i>Tridacna squamosa</i>	<i>Millepora exaesa</i> , <i>M. platyphylla</i> , <i>Lithothamnion</i> , <i>Lobophyllia corymbosa</i> , <i>Clanaculus pharaonis</i> , <i>Trochus</i> , <i>Strombus mutabilis</i> , <i>Lambis truncata sebae</i> , <i>Vermetus maximus</i> , <i>Phyllacanthus imperialis</i>	
Flora (9)	3	8
Fauna (85)	63	65

kam vereinzelt auf der Plattform vor, während *Vermetus (Dendropoma) maximus* vor allem nahe der Riffkante seine Schleimnetze ausspannte. Im seichten Wasser über dem Korallenfels fielen die zahlreichen Exemplare von *Tridacna squamosa* mit ihrem meist braun, violett oder türkis gemusterten Mantel besonders auf. Tiere bis 20 cm Schalen-

länge waren hier nicht selten, was sich durch ihre Fähigkeit, bei geschlossener Schale auch gelegentliches Trockenfallen zu überstehen, erklären läßt.

Nahe der Riffrante sind die Nischen und Höhlungen der Rifflattform noch nicht aufgefüllt, eingengt oder eingeebnet. Daher finden sich hier noch ausreichend Versteckplätze für Seeigel wie den nachtaktiven Lanzenigel *Phyllacanthus imperialis* und den praktisch nur hier vorkommenden dickstacheligen *Heterocentrotus mammillatus* sowie für die beiden Schlangensternearten *Ophiocoma valenciae* und *O. scolopendrina*. Tabelle 16 faßt die Verhältnisse an Rückriff und Rifflattform nochmals zusammen.

Riffrante und Rifflhang

Die Riffrante der Riffrone grenzt deren seewärts um 0,5 m abfallende Plattform gegen den Rifflhang ab (Abb. 11). Im Gegensatz zur Außenkante des Uferaumriffes (vgl. p. 278) zieht sie hier aber nicht geradlinig und annähernd parallel zu Uferlinie und Rifflängsströmung. Vielmehr wird ihr Verlauf durch die seeseitige Auflösung der Rifflattform in mehr oder weniger isolierte, unterschiedlich weit ins offene Meer vorspringende Teilplateaus und Pfeiler bestimmt (Abb. 10 und 11). Der auffallendste unter diesen abgegliederten Pfeilern liegt in der Mündung eines weiten Entwässerungskanals und mißt an seiner Basis 12×5 m. Er soll wegen seines dichten Bewuchses mit der Hydrokoralle *Millepora dichotoma* als „*Millepora*-Pfeiler“ (Abb. 9a und 10) bezeichnet werden. Neben derartigen großen Strukturelementen komplizieren noch zahlreiche kleinere, aber oft tiefe Einschnitte oder bizarr geformte Vorsprünge den Verlauf der Riffrante. Trotz ihrer vielgestaltigen Zergliederung weisen jedoch die Einzelbestandteile der Riffrant gewisse Gemeinsamkeiten auf (Abb. 11). So zeigen auch die kleine Plattform des *Millepora*-Pfeilers und die Oberkanten des großen Entwässerungskanals typische Merkmale der Riffrante, der Rifflaußenhang geht in den des *Millepora*-Pfeilers und in die Seitenwände des äußeren Kanalsystems über, und der sandige Vorriffboden setzt sich ohne merklichen Übergang in den Kanalboden fort. Sogar die Anordnung der biophysiographischen Zonen folgt diesen Gesetzmäßigkeiten, die in erster Linie auf Intensität und Richtung der Wasserbewegung zurückzuführen sind. Als Rifflregion mit dem häufigsten Wasseraustausch pro Volumen- und Zeiteinheit zeigen Riffrante und Rifflhang nämlich einerseits das üppigste Wachstum von Hydro- und Steinkorallen im ganzen Untersuchungsgebiet, andererseits aber auch die stärkste Wirkung der Wassererosion. Nirgendwo nagen Wellendruck, Brandungsturbulenz und Rücklauf als abbauende Wasserkräfte an den von Korallen aufgebauten Hartstrukturen so intensiv wie hier. Die sich hierin dokumentierende Abhängigkeit des Rifflschicksals von der Wasserbewegung und deren besonderer Einfluß auf die Rifflalterung werden später noch ausführlich diskutiert (vgl. pp. 338–343).

Prinzipiell herrschen an der Riffrante und über dem oberen Rifflhang infolge der auflaufenden Windwellen und des abfließenden Rücklaufes pendelnde, vertikal oszillierende Wasserbewegungen vor. Sie werden aber unter dem Einfluß der kräftigen, mit bis zu 8 cm/s (290 m/st) südwärts setzenden Rifflängsströmung abgelenkt. Daher verläuft die Wasserbewegung insgesamt schraubenförmig entlang der Riffrante. Erst gegen die Hangbasis hin überwiegt die seitliche Wasserversetzung über die vertikal pen-

delnde Orbitalbewegung und es entstehen aus beiden Bewegungen entsprechend dem Hangverlauf komplizierte Mischfiguren, die schließlich mit zunehmender Tiefe in eine reine Riff längsströmung übergehen. Die Beleuchtungsintensität schwankte im Untersuchungszeitraum infolge der unterschiedlichen Stärke der Wasserbewegung und der dadurch verursachten Luftuntermischung im Bereich der Riffkante zwischen 65 und 9 0/0 des vollen Tageslichtes über Wasser. Mit zunehmender Wassertiefe betrug sie dagegen vor dem Riffhang nur noch 13 bis 9,5 0/0, in tiefen Einschnitten und unter Überhängen des oberen Steilhanges sogar nur noch Bruchteile dieser Werte. Selbstverständlich beinhalten diese Zahlen nicht die durch den ständigen Wechsel im Sonnenstand hervorgerufenen Veränderungen.

Wiederum erweisen sich Riffkante und oberer Riffhang als die Regionen mit den günstigsten Lebensbedingungen für diejenigen Hydro- und Steinkorallen, die dem Brandungsdruck am besten widerstehen können. Unter ihnen dominiert *Millepora dichotoma* noch eindeutiger als an der Außenkante des Ufersaumriffes. Dabei erweist sich die enge Korrelation zwischen der Besiedlungsdichte dieser aspektbeherrschenden Art und der Intensität des Wasseraustausches: Im unmittelbaren Brandungsbereich der vordersten Riffkante stehen nämlich ihre Kolonien in mehrfach hintereinander gestaffelten Reihen und bilden dabei eine fast lückenlose Barriere gegen das offene Meer (Abb. 8d und 9a). Im „Brandungsschatten“ gelegene Abschnitte der Riffkante wie etwa hinter dem *Millepora*-Pfeiler weisen dagegen einen deutlich verdünnten Bestand auf oder tragen gar keine *Millepora*-Kolonien. Stets wurden deren gitterförmige Fächer quer zur Richtung der anlaufenden Windwellen angetroffen, ein Beweis dafür, daß diese mit ihrer Intensität langfristig die der seitlichen Wasserversetzung übertreffen. Insgesamt gesehen ist die Riffkante biophysio-graphisch als *Millepora dichotoma*-Zone zu bezeichnen (Abb. 8d, 9a, 10 und 11). Gegenüber der eindeutig dominierenden Feuerkoralle treten die Steinkorallen zurück: An strömungsstilleren Teilstücken der Riffkante wird *Millepora* dann durch kleine Kolonien von *Acropora variabilis* und *A. humilis* abgelöst, die an den Oberkanten der Kanäle dagegen bereits größere, konsolenartig ins freie Wasser ragende Stöcke bilden. Lediglich die uferseitige Kante des *Millepora*-Pfeilers zeigt einen Bestand großer *Acropora*-Kolonien. Außerdem wurden auf der kleinen Pfeilerplattform noch flach ausgebreitete Kuppeln der massig wachsenden *Favia favus*, *Favites abdita*, *Goniastrea pectinata* und *Platygyra lamellina* festgestellt. Von Weichkorallen wuchs nur *Litophyton arboreum* auf einem begrenzten Areal der rückwärtigen Pfeilerplattform, also bereits außerhalb der stärksten Brandungsbewegung.

Der Riffhang fällt im Untersuchungsgebiet teils unvermittelt auf 6 m Tiefe ab, teils in mehreren Stufen mit einem durchschnittlichen Neigungswinkel von etwa 45° auf höchstens 5,5 m Tiefe (Abb. 10 und 11). Gelegentlich bilden fast senkrechte, von der Brandung zerklüftete Korallenfelswände den oberen Riffhang, während der untere Hang und die Hangbasis vom Abbruchmaterial der Schutthalde verdeckt sind. Im allgemeinen ist der Riffhang um so steiler, je tiefer der Meeresboden unter der Riffkante liegt. Stets aber ist er, vor allem in seiner oberen Region, dicht mit lebenden Kolonien von *Millepora dichotoma* und *Acropora variabilis* bewachsen (Abb. 8d, 9a und 10). Beide Arten erreichen hier zusammen einen Bedeckungsgrad von mindestens 50 0/0 der Gesamtfläche und damit die dichteste Besiedlung skelettbildender Cnidarier im

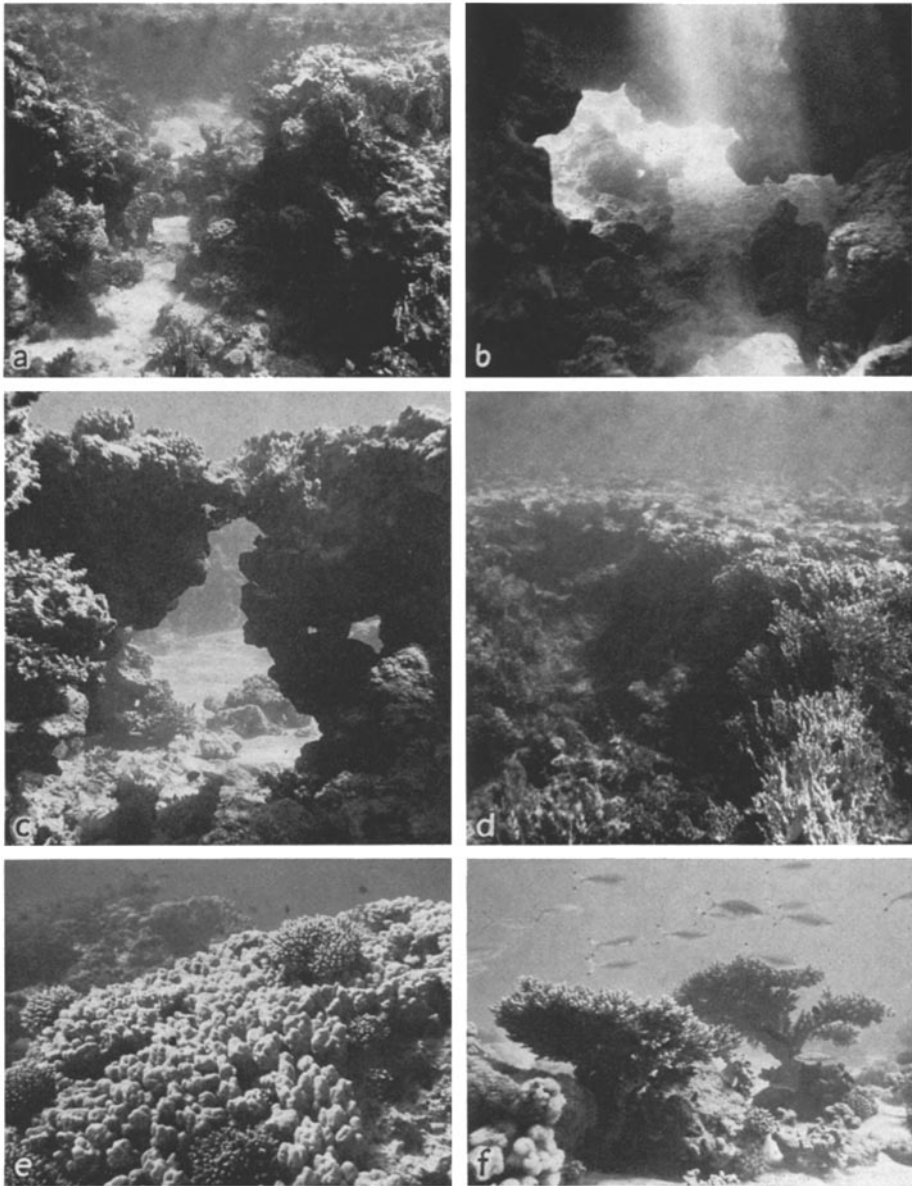


Abb. 8: Ausschnitte aus dem Lagunensaumriff – II: (a) Innenabschnitt des breiten Canyons, von Westen gesehen; (b) Riffunnel als äußerer Abschnitt des Nebenkanals, Licht fällt durch einen Kamin ein; (c) tunnelartiger Durchlaß zwischen Innen- und Außenabschnitt des breiten Canyons, von Norden gesehen; (d) Beginn der Canyon-Bildung von der Riffkante rückwärts einschneidend, an der rechten Oberkante *Millepora dichotoma*-Zone; (e) ausgedehnte *Porites lutea*-Kolonien im oberen Vorriff mit aufsitzenden *Acropora variabilis*-Stöcken; (f) tischförmige *Acropora scandens*-Kolonien im mittleren Vorriff, darüber ein Schwarm von *Caesio lunaris* und am Boden ausgedehnte Rasen von Xenidiiden

Riff, sind jedoch in verschiedenen Höhenstufen angesiedelt: Während *Millepora dichotoma* regelmäßig die oberste Stufe nahe der Rifffante einnimmt und mit deren Beständen nahezu eine Einheit bildet, läßt sich eine untere *Millepora*-Zone nur in Bereichen stärkster Wasserbewegung innerhalb der inneren Brandungszone verfolgen (Abb. 10 und 11). Zwischen beide *Millepora*-Zonen können Bestände der *Acropora variabilis* eingeschaltet sein, ohne aber immer eine durchgehende Zone zu bilden, wie dies am *Millepora*-Pfeiler und im uferseitigen Teil des großen Entwässerungskanals der Fall ist. Erst im Bereich der Hangbasis dominieren ganz eindeutig *Acropora variabilis*-Kolonien, die ihren Ursprung wenigstens teilweise von herabgebrochenen Stöckchen und Bruchstücken der oberen *Acropora*-Zone genommen haben. Ihr Areal hat sich an einzelnen Stellen noch auf den mit Korallengrus vermischten feinsandigen Vorriffboden ausgebreitet (Abb. 10 und 11). Demnach lassen sich also beim Versuch einer biophysio-graphischen Zonierung von Rifffante und Rifffhang zumindest eine obere *Millepora dichotoma*-Zone und eine untere *Acropora variabilis*-Zone bezeichnen. Nur innerhalb begrenzter Abschnitte der Rifffront können auch noch eine untere *Millepora*-Zone und eine obere *Acropora*-Zone unterschieden werden.

Neben diesen beiden aspektbeherrschenden Arten treten am oberen Rifffhang weitere Hydro- und Steinkorallen auf (Abb. 9c), meist in kleineren Kolonien wie *Millepora platyphylla*, *Stylophora pistillata*, *Pocillopora* und *Acropora scandens*. Die Schirme der letztgenannten Art können hier freilich schon 1 m Durchmesser erreichen. Daneben kommen im tiefschattigen Grotten-system der gleichen Hangregion die ahermatypischen Steinkorallen *Balanophyllia gemmifera* und *Tubastrea (Dendrophyllia) micrantha* vor und vor allem am unteren Rifffhang flach ausgebreitete Polster von *Lobophyllia corymbosa*. Obwohl alle am Rifffhang siedelnden Steinkorallen unter diesen optimalen Bedingungen gut gedeihen und, vom Vorriff abgesehen, mit 33 Arten das höchste Sammelergebnis innerhalb des Lagunensaumriffs erbrachten, treten sie im Bewuchsbild doch noch hinter der absolut dominierenden *Millepora dichotoma* zurück. Auch unter den Oktokorallen des Rifffhanges sind die meisten der 8 Arten relativ häufig vertreten, aber nirgends massenhaft. Von den 94 an Rifffante und Rifffhang festgestellten Tierarten gehören nicht weniger als die Hälfte den Cnidaria an, von den restlichen 47 Arten der Begleitfauna allein 10 den Crustaceen, 13 den Echinodermen und 6 den Muscheln, während die Gastropoden mit nur 13 Arten vertreten sind. Von allen diesen Arten sollen hier wieder nur der in *Porites* häufig vorkommende Röhrenwurm *Spirobranchus giganteus*, die Putzergarneele *Stenopus hispidus*, die Schnecken *Fusus polygonoides* und *Vermetus maximus*, die Muscheln *Pinctada margaritifera* und *Pteria egyptiaca*, der Haarstern *Lamprometra klunzingeri* (Abb. 9e) und der Seestern *Fromia ghardaqana* namentlich erwähnt werden. Insgesamt zählen Rifffante und Rifffhang zu den dichtestbesiedelten und artenreichsten Regionen des Lagunensaumriffs. Tabelle 17 faßt die wichtigsten Beobachtungen aus beiden Regionen zusammen.

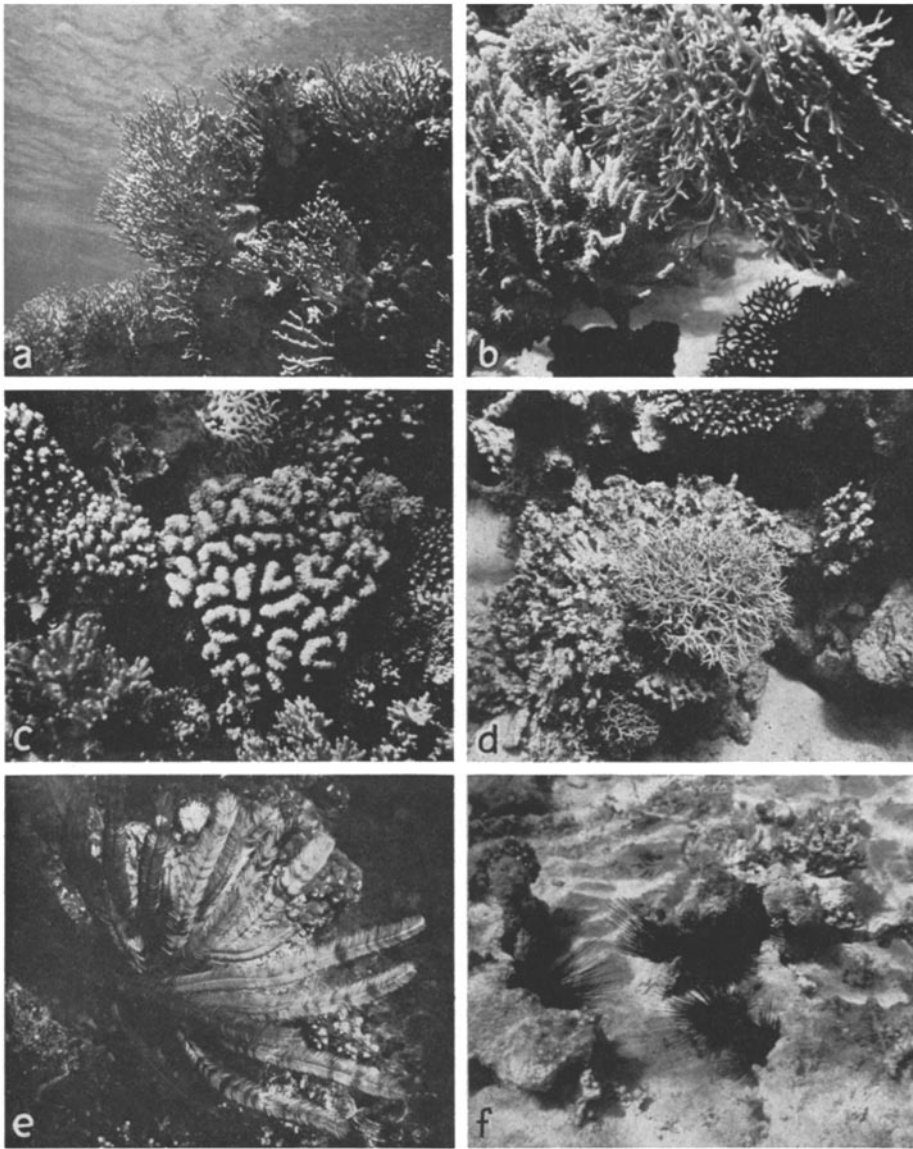


Abb. 9: Ausschnitte aus dem Lagunensaumriff – III: (a) *Millepora dichotoma*-Fächer parallel zur Kante des „*Millepora*-Pfeilers“, Blick seewärts; (b) *Acropora hemprichi* (links) und unregelmäßig ausgerichtete Fächer von *M. dichotoma* im Turbulenzbereich des siphonartigen Durchlasses zwischen Innen- und Mittelabschnitt des Nebenkanaals; (c) verschiedene Zweigkorallen (*M. dichotoma*, *Pocillopora hemprichi* und *Acropora variabilis*) sowie Weichkorallen am Riffhang; (d) *Seriatopora angulata* auf toter *Acropora*-Kolonie am Canyonboden; (e) Federsterne (*Lamprometra klunzingeri*) in Fangstängel am oberen Riffhang, Nachtaufnahme; (f) tagsüber unter Korallenbrocken versteckte Seeigel der nachtaktiven Art *Diadema setosum* in der Rifflagune

Tabelle 17

Lagunensaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung von Riffkante und Riffhang

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m		
Oberstes Sublitoral 1-2 (0,5-1) m	0,5-1,5 (1-3) m	Oberes Sublitoral 1-3 (2,5-6) m
Strukturzonen		
Riffkante	Oberer Riffhang	Unterer Riffhang
Substratzonen mit Herkunft		
oft vorgebaut, mit zahlreichen Rücklaufrinnen, tiefen Einschnitten und markanten Vorsprüngen, dicht stehende <i>Millepora dichotoma</i> -Kolonien	teils durch steile Stufen gegliederter, teils senkrechter Steilhang mit Grottenystem und lebender <i>Millepora</i> und <i>Acropora variabilis</i>	wie oberer Riffhang, aber meist flacher; Grottenystem teilweise eingesedimentiert, Basis mit Schuttmantel, eingesandet, lebende <i>Acropora</i> wie oberer Riffhang, aber stärkerer Anteil von Korallengrus und eingeschwemmtem Sand
überwiegend organogener Korallenfels mit zahlreichen Positiv- und Negativstrukturen durch Sukzessivbesiedlung, kaum Sedimenteinlagerung, <i>Lithothamnion</i> -Kalküberzug		
Wasserbewegungszonen		
Turbulenzzone der Riffbrandung	innere Brandungszone der Riffbrandung, Schwingungszone	teilweise noch innere Brandungszone, vorwiegend Strömungszone
meist mäßige Riffbrandung, selten mit zerstörender Wirkung, stets Wasserturbulenz mit Luftuntermischung, kräftiger Rücklauf, meist mäßige Staudrucke und Sog, kräftige seitliche Wasserversetzung bis 8 cm/s		gegen Hangbasis abnehmende Pendelbewegung und zunehmend seitliche Wasserversetzung nach Süden bis 1,4 cm/s
Vertikaloszillation mit kreisförmiger Pendelbewegung zwischen auflaufenden Windwellen und Rücklauf, daher entlang der Riffkante schraubenförmig verlaufende Wasserversetzung nach Süden		entsprechend Hangverlauf überwiegend vertikal-horizontale Mischfiguren
Beleuchtungsintensität		
9-65 % des vollen Tageslichtes an Riffkante und freien Stellen des oberen Riffhanges		9,5-13 % des vollen Tageslichtes an freien Stellen des unteren Riffhanges und der Hangbasis
wenig Schatten, doch Lichtminderung durch Luftuntermischung und Bewegung der Wasseroberfläche	unter Überhängen kräftiger, in Grotten sehr tiefer, sonst nach Strukturen wechselnd tiefer Schatten, nach unten hin zunehmende Veränderung der Lichtqualität	
Biophysio-graphische Zonen		
<i>Millepora dichotoma</i> -Zone		<i>Acropora variabilis</i> -Zone
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)		
<i>Favia</i> , <i>Favites</i> , <i>Goniastrea</i> , <i>Platygyra</i> , <i>Litophyton arboreum</i> , <i>Lamprometra klunzingeri</i>	<i>Acropora scandens</i> , <i>Balanophyllia</i> , <i>Tubastrea</i> , <i>Spirobranchus giganteus</i>	<i>Lobophyllia corymbosa</i> , <i>Stylophora</i> , <i>Stenopus hispidus</i> , <i>Vermetus</i>
Flora 2 Arten, Fauna 94 Arten		

Kanalsystem

Der fortschreitende Abbau eines alternden Riffdaches durch die Wassererosion zeigt sich neben der Erweiterung der Rifflagune vor allem in der immer stärkeren Zerlegung der Riffkrone durch ein sich ständig mehr komplizierendes System von Kanälen und Pfeilern. Die Ursachen dieser engen Verbindung von Riffalterung und Zergliederung sollen noch ausführlich diskutiert werden, zumal sie auch für die Veränderungen im Verlauf der biophysographischen Zonen von Bedeutung sind (vgl. pp. 338–346). Ein derartig ausgeprägtes Kanalsystem durchschneidet die Riffkrone des Lagunensaumriffes vom Rückriff zur Riffkante in annähernd südöstlich-nordwestlicher Richtung (Abb. 11). Es besteht im Untersuchungsgebiet im wesentlichen aus zwei Kanälen, nämlich einem breiten, oben offenen Canyon und einem schmalen, als Tunnel fortgesetzten Kanal, der schließlich am Ende des breiten Canyons in diesen mündet. Beide Kanäle sollen zunächst gesondert beschrieben werden:

Der breite Canyon als zentraler Entwässerungskanal innerhalb des Untersuchungsabschnittes entspringt einer flachen, in den Korallenfels des Rückriffes eingetieften und zu diesem parallel führenden Rinne (Abb. 11). Aber schon nach wenigen Metern biegt er seewärts um und erweitert sich zu einem 1,5 bis 2,5 m tiefen, lagunenartigen Becken, dem inneren Kanalabschnitt mit etwa 12 m Länge und 2 bis 5 m Breite (Abb. 8a und 11). Dieser steht über einen stark verengten, tunnelartigen Durchlaß von nur 1,5 m Durchmesser (Abb. 8c) mit dem äußeren Kanalabschnitt in Verbindung, der sich auf seinen etwa 20 m Länge von 2 auf 4 m vertieft und auf 4 bis 6 m verbreitert (Abb. 10 und 11). Beide Kanalabschnitte zeigen eine teils durch tiefe Einschnitte und Seitenkanälchen, teils durch scharfkantig-bizarre Vorsprünge unregelmäßig verlaufende Begrenzung gegen die Riffplattform. Dazu erweitern sie sich beiderseits des Durchlasses jeweils noch zu einer ausgedehnten Bucht, aus deren feinschlammigem Sandboden einzelne Korallenfelshorste mit aufgesetzten lebenden Korallenkolonien aufragen. Auch der Sandboden selbst ist im inneren Teil des seeseitigen Kanalabschnittes noch mit lebenden Stöcken der *Acropora variabilis* besetzt (Abb. 11). Kurz vor Erreichen der Riffkante teilt sich der breite Canyon in zwei Mündungsarme auf, die den *Millepora*-Pfeiler beiderseits umfassen und derart von der Riffkrone abgliedern. Die Unterwasserzeichnung der Abbildung 10 gibt einen guten Eindruck von Verlauf und Struktur der Riffkante und des äußeren Canyonabschnittes.

Alle Kanalwände bestehen aus stark zerklüftetem, kahlem oder fast unbesiedeltem Korallenfels, dessen Zerstörung durch die Wassererosion infolge der Tätigkeit bohrender Organismen, vor allem von Bohrschwämmen, noch beschleunigt wird. Meist fallen die Wände senkrecht ab, hängen gelegentlich sogar über und sind an ihrer Basis eingesandet bzw. von herabgebrochenem Korallenschutt gesäumt. Auf dem sandigen Canyonboden des inneren Abschnittes siedeln nur vereinzelt *Favia*-Kolonien und Fungien, während im äußeren Abschnitt zumindest die Ränder des Kanalbodens stellenweise mit zahlreichen Stöcken der *Acropora variabilis* besetzt sind. Sie schließen sich sogar zu einer den Canyonboden säumenden unteren *Acropora variabilis*-Zone zusammen, die ohne wesentliche Unterbrechungen in die gleichnamige Zone des unteren Riffhanges übergeht (Abb. 11). Die Oberkanten des breiten Canyons werden in Rückriffnähe von Mikroatollen massig wachsender Steinkorallen, wie *Favia*,

Favites, *Porites* und *Platygyra* gebildet, während beiderseits des Durchlasses wiederum dicht siedelnde Kolonien von *Acropora variabilis* eine obere *Acropora variabilis*-Zone formieren. Sie wird seewärts von einer *Millepora dichotoma*-Zone abgelöst, die ihrerseits wiederum lückenlos an die gleichnamige Zone der Rifffkante und des oberen Rifffhanges anschließt. Insgesamt lassen sich also im Bereich des zentralen Entwässerungskanales eine obere innere und eine untere äußere *Acropora variabilis*-Zone unterscheiden sowie eine obere äußere *Millepora dichotoma*-Zone (Abb. 11). Charakteristisch für strömungsarme, beschattete Areale innerhalb des Kanales sind auch große Kolonien der zerbrechlichen *Seriatopora angulata* und *S. caliendrum*, die meist in mittlerer Höhe wachsen und dort die Rolle einer Leitart übernehmen können (Abb. 9d). Daher kann das Kanalsystem vereinfacht auch als *Acropora variabilis*-*Seriatopora*-Zone bezeichnet werden. Der Anteil lebender Stein- und Hydrokorallen am Bewuchs der Kanalränder wird auf etwa 20 bis 40 % geschätzt.

Allein schon die soeben geschilderte Verteilung des Korallenwuchses weist auf unterschiedliche Wasserbewegungsstärken innerhalb des breiten Canyons hin, dessen Funktion als Entwässerungskanal nur in der Aufnahme und Ableitung überschüssigen Wassers nach außen liegen kann (Abb. 11). Dazu gehört ein Teil des über die Rifflattform südwärts strömenden Oberflächenwassers, des von Windwellen und Brandung auf die Plattform verfrachteten Wassers und des auflaufenden Wassers der Gezeiten. Insgesamt müssen also beträchtliche Wassermassen über die Rifffkante und das Kanalsystem nach außen wieder ablaufen. Dabei verlangsamen offensichtlich Aufstau vor Kanalverengungen und Kreiselbewegung in Seitenbuchten die Geschwindigkeit des Wasserabflusses, während Vergrößerung des Kanalquerschnittes und der damit aufgenommenen Wassermenge sie beschleunigen: So setzte zur Untersuchungszeit die Oberflächenströmung über die Rifflattform mit 4 bis 8 cm/s südwärts und sank in die Tiefe des Canyons mit immer noch 3,3 bis 6,7 cm/s ab. Demgegenüber betrug die Fließgeschwindigkeit im inneren Kanalabschnitt bis zum Durchlaß nur noch etwa 0,7 cm/s und innerhalb der kontrollierten Seitenbuchten des Gesamtkanals ungefähr 0,7 bis 1 cm/s. Im äußeren Kanalabschnitt stieg sie dagegen wieder auf 2 cm/s an, um erst bei Eintritt in die Vorriffregion erneut auf 1,4 bis 1 cm/s abzusinken.

Natürlich war der Bodengrund des Canyons entsprechend diesen Unterschieden auch nach Korngrößen sortiert. Wichtiger aber erscheint die Auswirkung des verschieden starken Wasseraustausches auf die Besiedlung des Kanals mit Steinkorallen und Milleporiden (Abb. 11): So sind seine Oberkanten, über die das Oberflächenwasser in die Tiefe absinkt, an denen also wie beim Rückriff mit jeder darüber hinweglaufenden Windwelle eine begrenzte vertikale Pendelbewegung erfolgt, dicht mit Steinkorallen, vor allem mit *Acropora variabilis*, besetzt. Sie werden erst nahe der Mündung des äußeren Kanalabschnittes, wo die Brandungsturbulenz hinzukommt, von *Millepora dichotoma* abgelöst. Ebenso findet sich an den Rändern des Kanalbodens im äußeren Abschnitt mit seiner erhöhten Fließgeschwindigkeit ein deutlich üppigerer Korallenbewuchs als im inneren Abschnitt mit seiner kaum spürbaren Wasserbewegung. Auch die Beleuchtungsintensität war zur Untersuchungszeit in den beiden Kanalabschnitten verschieden stark und schwankte je nach Tiefe, Bewegung und Trübung des abfließenden Wassers im inneren Abschnitt zwischen 6,2 und 25, im Extrem 32,5 % des vollen



Abb. 10: Riffhang und äußeres Kanalsystem des Lagunensaumriffes, von Nordwesten gesehen; Position des Beschauers ist in Abb. 11 eingetragen: Im Vordergrund *Porites*-Kolonien des oberen Vorriffes, dahinter der von dichten Barrieren der *Millepora dichotoma*-Zone gesäumte „*Millepora*-Pfeiler“, links davon der Außenabschnitt des breiten Canyons mit Durchlaß zum Innenabschnitt. (Nach einer Unterwasserskizze)

Tageslichtes, sowie 3,2 und 15 % im äußeren Abschnitt. Zusätzliche Veränderungen dieser Beleuchtungsstärken wurden durch die mit dem Sonnenstand wechselnde Beschattung innerhalb tiefer Einschnitte oder unter überhängenden Kanalwänden verursacht.

Der zweite im Untersuchungsabschnitt gelegene, wesentlich schwächere Entwässerungskanal, als *Nebenkanal* bezeichnet, verbindet die Rifflagune mit dem äußeren Abschnitt des breiten Canyons nahe dessen Mündung (Abb. 11). Er beginnt am Rückriff mit einem bis 2 m breiten und 1,8 m tiefen Canyon, dessen Oberkanten mit umfangreichen Mikroatollen besetzt sind. Er endet nach 10 m in einer flachen Rinne auf der Riffplattform. Vorher aber zweigt von diesem sog. *inneren Kanalabschnitt* im rechten Winkel der mittlere Teil des Nebenkansals ab. Er durchquert zunächst einen fast 3 m langen, stark verengten Durchlaß (Abb. 9b) und geht nach insgesamt 8 m Länge und einer Vertiefung von 1,5 auf 2,5 m in den sich nunmehr seewärts anschließenden *Riff-Tunnel* als den äußeren Kanalabschnitt über. Dieser verläuft auf 12 m Länge unter der Riffoberfläche, ist noch weit genug zum Hindurchtauchen und setzt sich aus einer Anzahl bis 3 m tiefer, kesselartiger Erweiterungen zusammen, deren jede über einen meist engen *Kamin* mit der Oberfläche der Riffkrone kommuniziert (Abb. 8b). Auch der Nebenkanal wird von scharfkantigen, durch zahlreiche Einschnitte und Vorsprünge gegliederten Korallenfelswänden eingefast, deren Oberkanten wiederum zu 15 bis 30 % mit lebenden Korallen besetzt sind (Abb. 11). Nur die stark abgedunkelten Tunnelwände sind völlig kahl.

Im Gegensatz zum benachbarten breiten Canyon, über den auch bei ruhigem Seegang noch eine stets wirksame Entwässerung der Riffplattform erfolgt, läßt sich im Nebenkanal normalerweise ein seewärts gerichteter Abfluß kaum feststellen; nur innerhalb des verengten Durchlasses wurde eine Fließgeschwindigkeit von 2,7 cm/s gemessen. Vielmehr herrschten zur Untersuchungszeit im gesamten Kanalabschnitt Kreisbewegungen oder horizontale Pendelbewegungen vor (Abb. 11). An einem einzigen Untersuchungstag mit höherem Seegang wurde jedoch deutlich, daß der Nebenkanal gelegentlich auch rascher abfließendes Wasser aufnehmen muß. Zudem hätte sich bei ständig nur geringer Wasserbewegung auf dem Tunnelboden wesentlich mehr Feinsediment ablagern müssen, als dies tatsächlich der Fall war.

In noch stärkerem Maße als im breiten Canyon schwankte die Beleuchtungsintensität innerhalb des Nebenkanales je nach Exposition der Meßstelle in Verbindung mit der Relation von Breite zur Tiefe des Kanalquerschnittes, Wassertiefe und Wassertrübung: Sie betrug am Boden des offenen Canyons zwischen 10,5 und 12,5, im Extrem 80 % des vollen Tageslichtes, unter dem Durchlaß dagegen nur höchstens 0,01 %. Im Tunnel herrschte fast durchwegs Dämmerungshelligkeit mit sehr geringen, mit unseren Methoden kaum meßbaren Lichtwerten; hier machten nur die nach oben offenen Kamine eine Ausnahme (Abb. 8b). Auch lagen ausgedehnte Flächen der meist senkrechten Canyonwände infolge der vielen, in den Korallenfels eingeschnittenen Seitenbuchten und der großen, ins freie Wasser konsolenartig vorkragenden Mikroatolle in mehr oder weniger tiefem Schatten.

Dementsprechend wurde auf Absätzen der Canyonwände wiederum nur die Stillwasser bevorzugende *Seriatopora* in kleineren Beständen gefunden (Abb. 9d). Im übrigen beschränkt sich das Vorkommen von Steinkorallen auf die Oberkanten der offenen

Canyonabschnitte und die kaminartigen Öffnungen des Tunnels zur Riffoberfläche, in denen das Wasser bei jeder anlaufenden Windwelle auf und ab pendelt und durch die es während der Gezeiten austritt bzw. von allen Seiten her zurückfließt. Als Leitarten (Abb. 11) säumen neben einigen *Acropora*-Stöcken vor allem massig wachsende Steinkorallen den inneren Canyonabschnitt und verlängern so als *Platygyra-Favia-Porites*-Zone die gleichnamige Zone des Rückriffes. Dagegen sind der mittlere Canyonabschnitt und die „Tunnelfenster“ eindeutig als *Acropora variabilis*-Zone zu charakterisieren. Sie findet an die gleichnamige biophysigraphische Zone des breiten Canyons Anschluß. Nur im unmittelbaren Umkreis des engen Durchlasses, wo durch Windwellen- und Gezeitenbewegung sowie abfließendes Oberflächenwasser ein erhöhter Wasseraustausch stattfindet, bildet *Millepora dichotoma* einen begrenzten, aber dichten Bestand großer fächerförmiger Kolonien, deren scheinbar wirre Ausrichtung auf die unterschiedlichen Wasserbewegungsformen hinweist (Abb. 9b). Insgesamt aber erwies sich das Kanalsystem als artenarm gegenüber den vergleichbaren umliegenden Regionen des Rückriffes, der Riffrante und des Rifffanges, die es sozusagen in die Riffranke hinein fortsetzt: Nur 2 Algenarten und 54 Tierarten wurden aufgesammelt, von denen wiederum nur wenige häufiger vorkamen, wie etwa die Gorgonarie *Acabaria pulchra*, deren strauchförmige Kolonien in gut durchströmten, schattigen Kanalabschnitten stehen, die Weichkoralle *Litophyton arboreum* und einige Gastropodenarten.

Schließlich muß noch auf eine Anzahl sehr flacher, in den Korallenfels der Riffflattform eingetiefter Abflußrinnen hingewiesen werden, die meist von den Kanälen her südwestwärts ziehen (Abb. 11). Sie zeigen zwar nur eine schwache Wasserführung, könnten aber die Anlage weiterer Erosionskanäle darstellen und damit vielleicht Indikatoren für die fortschreitende Zerstörung des alten Riffdaches sein. In Tabelle 18 sind die wichtigsten Fakten zum Kanalsystem aufgeführt.

Vorriff

In ungefähr 130 bis 135 m Entfernung zur Uferlinie setzt der Rifffhang bei einer Tiefe von 4 bis 6 m steil auf den flach-welligen Vorriffboden auf; die Grenze zwischen beiden ist daher überall leicht zu verfolgen (Abb. 11). Lediglich im Bereich der Mündungsarme des Kanalsystems geht der Kanalboden fast unmerklich in den des Vorriffes über; beide sind nämlich von organogenen Sanden und, vor allem entlang der Rifffhangbasis, von Korallenbruchstücken bedeckt.

Das obere Vorriff (Abb. 8e, 10 und 11) fällt bei 10 bis 15 m Breite zunächst nur allmählich auf etwa 8 m Tiefe ab. Aus seiner Sandfläche erheben sich, dem Rifffhang noch relativ nahe, umfangreiche Kolonien der massig wachsenden *Porites lutea*, die sogar 3 m Durchmesser und 1 bis 3 m Höhe erreichen können. An ihrer Basis sind sie von zahlreichen großen *Acropora variabilis*-Stöcken eingesäumt, die hier die untere gleichnamige Zone des Rifffanges und des äußeren Kanalsystems noch fortsetzen. Doch sind auch abgestorbene Stellen der *Porites*-Oberfläche mit dieser *Acropora*-Art besetzt (Abb. 8e). Biophysigraphisch läßt sich also das obere Vorriff als *Porites-Acropora variabilis*-Zone charakterisieren.

Tabelle 18

Lagunensaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung des Kanalsystems

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m			
Oberstes und oberes Sublitoral			
2-5 (1,5-3) m	4-6 (3-4) m	1-2 (1,5-2,5) m	1-1,5 (2-3) m
Strukturzonen			
Breiter Canyon		Nebenkanal	
Innenabschnitt	Außenabschnitt	Innen- + Mittelabschnitt = Canyon	Außenabschnitt = Tunnel
Substratzonen mit Herkunft			
meist kahle, senkrechte, durch Einschnitte und Vorsprünge reich gegliederte Canyonwände mit einer Verengung zwischen beiden Abschnitten; je nach Fließgeschwindigkeit sand- oder sand-schlammbedeckter Kanalboden mit einzelnen Horsten und lebenden Korallen; Kanaloberkanten nahe Rückriff mit Mikroatollen, sonst mit Zweigkorallen zu 20-40 %, am Nebenkanal zu 15-30 % besetzt; flache Erosionsrinnen auf Riffplattform		kahle Tunnelböden und -wände mit kesselartigen Erweiterungen und Kaminen zur Riffoberfläche, hier auch lebende Zweigkorallen	
überwiegend organogener, stark wassererodierter Korallenfels sowie mit organogenem Sand und Korallenschutt bedeckter Bodengrund			
Wasserbewegungszonen			
Entwässerungszone			
des überschüssigen Wassers der Riffplattform (Windwellen, Riffbrandung und südwärts setzende Oberflächenströmung sowie auflaufendes und zurückweichendes Gezeitenwasser) und eventuell der Rifflagune			
Absinken ins Kanalbett über die Oberkanten mit 3,3-6,7 cm/s, seewärtiger Abfluß mit 0,7-1 cm/s bzw. 2-1,4 cm/s, Kreiselbewegung mit 0,7-1 cm/s		meist sehr ruhiger Abfluß bis 1 cm/s, nur in Verengung 2 cm/s, meist horizontale Pendel- und Kreiselbewegung, nur selten rascher seewärtiger Abfluß	
seewärts gerichtete Rücklaufströmung im Canyonbett und in Tunnelöffnung; an Canyonoberkanten und in Kaminöffnungen bei Gezeitenstrom und jeder anlaufenden Windwelle vertikales Pendeln			
Pendelbewegung nahe Riffkante von Brandungsturbulenz überlagert		im Nebenkanal mit Tunnel statt stetem Abfluß meist horizontale Pendelbewegung	
Beleuchtungsintensität			
stark wechselnde und schwankende Beleuchtungsintensität mit:			
6,2-25 (32,5) %	3,2-15 %	10,5-12,5 (80) %	im Tunnel nur Dämmerungshelligkeit, Lichteinfall durch Kamine gering
in Verengung 6,2 %		in Verengung 0,01 %	
mäßiger bis tiefer Schatten an Canyonwänden, in Einschnitten, unter Überhängen und vorkragenden Mikroatollen			
Biophysographische Zonen			
Oberkanten: nahe Rückriff <i>Platygyra-Favia-Porites</i> -Zone, sonst <i>Acropora variabilis</i> -Zone, nahe Riffkante <i>Millepora dichotoma</i> -Zone; äußerer Canyonboden: <i>Acropora variabilis</i> -Zone; Canyonwände: <i>Seriatopora</i> -Zone; insgesamt: <i>Acropora variabilis-Seriatopora</i> -Zone			
Flora 2 Arten, Fauna 54 Arten			

Nahe der Riffhangbasis herrscht über dem oberen Vorriff noch der Einfluß der Rücklaufströmung vor (Abb. 11): Mit einer Geschwindigkeit von 2 cm/s verläßt das Wasser den breiten Canyon, wird aber nach Eintritt in die Vorriffregion rasch langsamer und bei nur noch 1,4 cm/s von der mit 5 cm/s südwärts setzenden Riff längsströmung überlagert. Gelegentlich kann diese Strömung schon hier in die Gegenrichtung umschlagen. Weiter außen aber wurden bei Messungen an mindestens zwei Tagen hintereinander (6. und 7. März 1972) Nordströmungen festgestellt: Sie erreichten über dem mittleren Vorriff in 12 bis 15 m Tiefe eine Geschwindigkeit von 1,4 cm/s und in 25 m Tiefe sogar 3,6 cm/s. Ob sie das ganze Jahr über diese Richtung beibehalten, ist vorläufig noch nicht bekannt. Die Beleuchtungsintensität über dem oberen Vorriff war zur Untersuchungszeit bei ruhigem Seegang mit 16 bis 24,5 % des vollen Tageslichtes trotz größerer Tiefe noch höher als über Riffkante und äußerem Kanalboden. Sie nahm erst weiter außen bei wachsender Tiefe kontinuierlich ab und zeigte dann Meßwerte, die mit denen des 1. Untersuchungsabschnittes vergleichbar waren.

Gegen die Tiefe hin werden die massiv wachsenden *Porites*-Kolonien mit den sie begleitenden *Acropora variabilis*-Stöcken mehr und mehr von anderen Steinkorallenarten und von Weichkorallen abgelöst. Damit ist das mittlere Vorriff erreicht, das mit einem Böschungswinkel von 20 bis 30° auf 15 bis 20 m Tiefe abfällt und dementsprechend schwächer beleuchtet ist. Es ist im Faltplan Abb. 11 nicht mehr eingezeichnet, entspricht aber in Struktur und Zusammensetzung seiner Korallengemeinschaften ungefähr den Verhältnissen des 1. Untersuchungsabschnittes (vgl. p. 283 f. sowie Abb. 6 und 13): Ähnlich wie dort überragen hier als auffallendstes Strukturelement umfangreiche tischförmige Kolonien von *Acropora scandens* mit einem Durchmesser bis zu 2 m die Assoziationen der übrigen zahlreichen Steinkorallenarten mit den inselartig eingestreuten Sandflächen (Abb. 9f). Wiederum dominieren als Sekundärbesiedler Weichkorallen, vor allem Xenüiden und Arten der Gattung *Sinularia*. Daher sollte das mittlere Vorriff auch des 2. Untersuchungsabschnittes biophysio-graphisch als *Xenia-Favia-Echinopora-Acropora scandens*-Zone gekennzeichnet werden.

Leider stand für eine eingehende Untersuchung vor allem des unteren Vorriffes nicht mehr genügend Zeit zur Verfügung. Immerhin brachte ein Tauchabstieg bis zu 40 m Tiefe eine vorläufige Übersicht: Danach gleichen sich Wasserbewegung, Beleuchtung, Struktur und Besiedlung beider Untersuchungsabschnitte so weit, daß auf die ausführliche Beschreibung des ersten der beiden hingewiesen werden kann (vgl. p. 284 f.). Vor allem war auch hier noch kein Ende des lebenden Korallenbewuchses zu erkennen, wenn auch seine Flächenbedeckung gegenüber der des mittleren Vorriffes stark verringert war. Außerdem beherrschen bestimmte Weichkorallen den biophysio-graphischen Aspekt des unteren Vorriffes so sehr, daß dieses geradezu als *Heteroxenia fuscescens-Sinularia leptocladus*-Zone charakterisiert werden könnte.

Trotz der geringen zur Verfügung stehenden Sammelzeit wurden in der Vorriffregion wiederum die meisten Korallenarten festgestellt, nämlich 44 Steinkorallenarten und 10 Oktokorallenarten. Daneben war aber auch die Begleitfauna mit 57 Arten reich vertreten, darunter allein 9 Crustaceenarten, 6 Polychaetenarten, 14 Gastropodenarten, 7 Muschelarten und 12 Echinodermenarten. Von diesen Arten sollen neben den

Tabelle 19

Lagunensaumriff: Wichtige Fakten zu Unterteilung, Struktur, abiotischer Einflußnahme und Besiedlung des Vorriffes

Litoralzonen mit Breite und (Tiefe) in m		
Oberes Sublitoral 10-15 (4-8) m	Mittleres Sublitoral 18-28 (8-20) m	Unteres Sublitoral 20-25 (20-40) m
Strukturzonen		
Oberes Vorriff	Mittleres Vorriff	Unteres Vorriff
Substratzonen mit Herkunft		
flach-wellige Sandfläche mit massig wachsenden Korallen auf eng umschriebenem Areal	durch Sandinseln aufgelockerter bis dichter, niedriger Bewuchs lebender Stein- und Weichkorallen aus vielen Arten, von <i>Acropora scandens</i> überragt	zur Tiefe hin durch Korallenschutthalden aufgelockerter, teilweise lebender Korallenbewuchs mit abnehmenden Artenzahlen
organogener Sand und Sandschlamm	Sandinseln zwischen dichten Korallengemeinschaften auf Korallenfelsböden	Geröll, Fels und Korallenschutt zwischen Korallengemeinschaften
Wasserbewegungszone		
meist südwärts setzende Längsströmung mit 5 cm/s überlagert Rückfluß aus Kanalsystem mit 1,4-2 cm/s Geschwindigkeit	ausschließlich Strömungszone vorwiegend nordwärts setzende Riff längsströmung mit 1,4 cm/s bei 15 m Tiefe und 3,6 cm/s bei 25 m Tiefe; rein seitliche Wasserversetzung; kein Windwelleneinfluß	
Beleuchtungsintensität		
mittlere Beleuchtung mit 16 bis 24,5 % des vollen Tageslichtes	gegen die Tiefe zu immer stärker abnehmende Beleuchtungsintensität, am unteren Vorriff-Steilhang nur diffuses Streiflicht, Beleuchtungsmeßwerte wie beim Ufersaumriff	
Schatten nur zwischen und unter Korallen	außer unter <i>Acropora scandens</i> nur geringer Schatten zwischen Korallenstöcken	
Biophysographische Zonen		
<i>Porites-Acropora variabilis</i> -Zone	<i>Xenia-Favia-Echinopora-Acropora scandens</i> -Zone	<i>Heteroxenia fuscescens-Sinularia leptoclados</i> -Zone
Besiedlung (Weitere wichtige Arten und Anzahlen)		
<i>Goniastrea</i> , <i>Platygyra</i> , <i>Goniopora</i> , <i>Echinopora</i> , <i>Eupolymnia nebulosa</i> , <i>Salmacina dysteri</i> , <i>Chromodoris quadricolor</i> , <i>Pinctada margaritifera</i> , <i>Pteria egyptiaca</i> , <i>Decametra chadwicki</i> , <i>Heterometra savignii</i>		
Artenzahlen: Flora 5 Arten, Fauna 111 Arten		

bereits beim 1. Untersuchungsabschnitt erwähnten noch einige wenige, aber charakteristische Angehörige der Fauna hervorgehoben werden: So fand sich der Polychaet *Eupolymnia nebulosa* nahezu an jedem Korallenstock und eine unbestimmte Terebelliden-Art mit meterlangen „Leimruten“-Tentakeln war in jedem Korallenbestand mit mindestens einem Exemplar vertreten. Auch erreichten die zerbrechlichen Röhrenbauten von *Salmacina dysteri* in strömungsstillen Nischen bis 20 cm Höhe (Abb. 5g). Ferner sind der Nudibranchier *Chromodoris quadricolor*, die auf toten Korallenflächen

siedelnde solitäre Ascidie *Polycarpa mytiligera* und die beiden im mittleren und unteren Vorriff lebenden Haarsterne *Decamettra chadwicki* und *Heterometra savignii* erwähnenswert. Im übrigen wird auf Tabelle 13 verwiesen, die sämtliche im Bereich des Lagunensaumriffes festgestellten 174 Vertreter der Fauna und 20 Vertreter der Flora enthält. Tabelle 19 faßt wichtige im Vorriff gemachte Beobachtungen zusammen.

Insgesamt wurden in beiden Untersuchungsabschnitten 21 Pflanzenarten und 222 Tierarten festgestellt (Tab. 6 und 13). Unter letzteren waren nicht weniger als 66 Steinkorallenarten und 16 Oktokorallenarten (Cnidaria zusammen: 94 Arten), 6 Annelidenarten, 17 Krebsarten, 68 Weichtierarten (darunter 53 Schneckenarten und 13 Muschelarten), 31 Stachelhäuterarten und 5 Tunicatenarten. In dieser Aufstellung sind jedoch so wichtige Gruppen wie Fische, Bryozoen, Foraminiferen u. a. nicht enthalten, da sie für die biophysiographische Zonierung höchstens in speziellen Untersuchungen eine Rolle spielen.

DISKUSSION

In der Einleitung wurden die besonderen Fragestellungen der geplanten Untersuchungen zur Ökologie der Korallenriffe bei Aqaba umrissen. In den Beschreibungen je eines Untersuchungsabschnittes aus einem Ufersaumriff und einem Lagunensaumriff wurden anschließend die wichtigsten Fakten und Beobachtungen zur topographischen Unterteilung, Struktur, Substrat, abiotischen Einflußnahme und Besiedlung der Einzelzonen wiedergegeben. Nunmehr müssen in einem ausführlichen Vergleich beider Abschnitte die Ursachen für die unterschiedliche Verteilung von Arten und Zonen im Riff und die dabei wirksamen ökologischen Zusammenhänge diskutiert werden. Dazu gehören in erster Linie die besonderen Präferenzen am Beispiel ausgewählter Arten und die Charakteristika einzelner Zonen mit den sie beeinflussenden Faktoren. Ferner sollen der Auf-, Um- und Abbau innerhalb beider Abschnitte miteinander verglichen und daraus eine Hypothese über Riffgenese und Riffalterung abgeleitet werden. Schließlich werden noch ein Vergleich des Entwicklungsstandes der Riffe zu beiden Seiten des Golfes von Aqaba und anderer Korallenriffregionen gezogen und deren mutmaßliche Ursachen erörtert.

Besondere Präferenzen einzelner ausgewählter Arten

Die in den Tabellen 6 und 13 zusammengestellten Funde von Pflanzen und Tieren geben nur eine annähernde Übersicht über die auffälligeren Arten beider Untersuchungsabschnitte, soweit sie nämlich für die Beurteilung ökologischer Fragestellungen erforderlich sein können. Gruppen flüchtiger Tiere wie Fische wurden dabei nicht berücksichtigt, zumal hierüber ausführliche Untersuchungen wie die von ABEL (1960), TALBOT (1965) u. a. bestehen. Auch eine detaillierte faunistische Studie etwa wie die, bei der GRASSLE (1974) am Großen Barriereriff in einem einzigen *Pocillopora*-Stock 103 Polychaeten-Arten mit zusammen 1441 Individuen festgestellt hat, war nicht vorgesehen. Vielmehr erscheint ein breites Artenspektrum verschiedener systemati-

schers Gruppen für eine einführende Betrachtung besser geeignet als die Heranziehung lediglich einer taxonomischen Gruppe, die nur sehr wenigen Spezialisten zugänglich ist. Auch sollen Anmerkungen zum Verteilungsmuster nicht für alle listenmäßig erfaßten Arten gegeben werden; die nachstehend aufgeführten Arten dienen also in erster Linie zur Charakterisierung bestimmter Zonen (Abb. 6, 11 und 13). Zusätzliche Informationen hierzu bieten die tabellarischen Angaben über die Häufigkeit der Einzelarten in den verschiedenen Zonen der beiden Untersuchungsabschnitte (Tab. 6 und 13).

Algae und Angiospermae

Die Blaualge *Lyngbya aestuarii* war zur Untersuchungszeit vorwiegend auf die sandig-schlammigen Bereiche des unteren Eulitorals und des obersten Sublitorals beschränkt. Beide Riffabschnitte können aber periodisch oder in unregelmäßigen Abständen trockenfallen und unterliegen daher hinsichtlich ihrer Temperatur und Salinität weiten Schwankungen. *Lyngbya aestuarii* muß also als eurytherme und euryhaline Art eingestuft werden.

Noch extremere Schwankungen müssen die Grünalgen *Ulva lactuca* und *Enteromorpha clathrata* ertragen können, die zur gleichen Zeit in den mittleren und unteren Gezeitenzonen beider Untersuchungsabschnitte vorherrschten (Abb. 4a). Ihr Auftreten im zeitigen Frühjahr ist auch für die Gezeitenzonen anderer tropischer Meere charakteristisch und bedeutet nach SCHUHMACHER (1973 d) das fast ausschließliche Vorkommen im Golf von Aqaba; hiermit korreliert erscheint auch das Auftreten der beiden Opisthobranchier *Notarchus indicus* und *Melibe bucephala*. Zwar wurden diese Gastropoden nicht auf Algen des eigentlichen Untersuchungsgebietes gefunden, aber doch in größerer Anzahl an *Enteromorpha*-Beständen des Nordstrandes festgestellt. *Enteromorpha clathrata elongata* kam auf dem Riffdach nicht vor, dagegen vereinzelt wieder auf sandigen Flächen des Vorriffes.

Unter den zur Untersuchungszeit gefundenen Braunalgen ist nach SCHUHMACHER (1973 a) *Pocockiella variegata* eine schattenliebende Form, die überall auf dem Riffdach, Riffhang und Vorriff unter Korallenstöcken oder in dunklen Nischen des Korallenfels vorkommt. Helle Beleuchtung verlangen dagegen die Arten der Gattungen *Turbinaria*, *Sargassum* und *Styopodium*. *Turbinaria* ist im Indopazifik weit verbreitet, aber in ihrem Vorkommen auf das Riffdach beschränkt, wo sie auf abgestorbenen Korallen siedelt. Dabei zeigt *Turbinaria elatensis* nicht die auffällige Beschränkung auf bestimmte Bereiche des Riffdaches wie die beiden anderen Braunalgen *Sargassum dentifolium* und *Styopodium zonale*, die am Lagunensaumriff spezielle biophysio-graphische Zonen kennzeichnen (Abb. 7b und c). Beide wachsen auf Korallenfels, der innerhalb der Lagune entweder von feinem Sand bedeckt sein kann oder als stark erodierte Korallenhorste den Sandboden überragt.

Die kalkabscheidenden Rotalgen konnten nicht näher bestimmt werden; wahrscheinlich handelt es sich aber um in diesen Breiten häufige *Lithothamnion*- oder *Porolithon*-Arten. Auf dem Riffdach nehmen ihre Flächenbedeckung und die Dicke der von ihnen ausgeschiedenen Kalkkrusten deutlich zur Riffkante hin zu. Daher steigt, analog zum „algal ridge“ indopazifischer Riffe, das Niveau der Aqaba-

Riffe in dieser Richtung meist ebenfalls etwas an, ohne allerdings wie bei jenen den Niedrigwasserspiegel zu erreichen oder sich sogar über ihn zu erheben. Kalzifizierende Rotalgen spielen bei der Verfestigung der Riffoberfläche und ihrem Schutz gegen die Brandungsturbulenz eine wichtige Rolle. Im Gegensatz dazu erfolgt die Verfestigung im ufernahen Bereich durch Einlagern von Feinsedimenten in Algenfilze und Seegrasbestände. Lebende Kalkalgen finden sich hier nur zu einem geringen Prozentsatz.

Unter den Seegras-Arten ist die Potamogetonacee *Halodule uninervis* als Pionierart freier Sandflächen bekannt (DEN HARTOG 1970). Unsere Befunde bestätigen dies: *Halodule* bildete im Lagunensaumriff ausgedehnte Bestände (Abb. 7a), sobald der ufernahe Sanduntergrund des Lagunenbodens den umlagernden Kräften von Uferbrandung und Rücklauf nicht mehr unmittelbar ausgesetzt war. Demgegenüber besiedelte *Halophila stipulacea* häufiger die freien Sandböden des Vorriffes, wie dies beim Ufersaumriff der Fall war.

Hydroidea

Als einzige nichtkalzifizierende Hydroide spielt nur die thekate *Gymnangium eximium* im Bereich des lebenden Riffes eine gewisse Rolle: Ihre fächerförmig ausgebreiteten Kolonien sind nämlich für das vielfältig verzweigte Grotten-system der Riffkante und des oberen Riffhanges geradezu charakteristisch. Hier stehen sie meist im tiefen Schatten der lichtgeschützten Eingänge und quer zur Richtung des die Höhlungen durchströmenden Wassers.

Viel auffälliger als *Gymnangium* und für die weitaus meisten Riffkanten im Roten Meer aspektbestimmend ist die Hydrokoralle *Millepora dichotoma*, als stark nesselnde Feuerkoralle berüchtigt (Abb. 5a, f, 8d, 9a und 10). Überall, wo sie nicht allzu heftigen Brandungsdrücken ausgesetzt sind, erheben sich ihre fächerförmigen Kolonien, deren Einzeläste mit zunehmendem Alter zu einem immer dichteren Gittermuster anastomieren. Mit ihren Breitseiten sind sie stets gegen die vorherrschende Wasserbewegung ausgerichtet: Daher stehen sie im Untersuchungsgebiet auf der Ostseite des Golfes von Aqaba, wo der Einfluß der Brandungsbewegung den der Riff längsströmung überwiegt, weitgehend parallel zur Riffkante (Abb. 8d, 9a und 10). Den gleichen Befund erhob MERGNER (1967) an der Ostseite des mittleren Roten Meeres an Riffen nördlich von Djidda. Nur wenige Meter unterhalb der Riffkante, also im Bereich überwiegender Riff längsströmung, stehen die Fächer dagegen quer zu deren Verlauf (Abb. 5f). Diese Verhältnisse sind bereits längs der Riffkante bei Eilat an der Westküste des Golfes gegeben, wo die Riff längsströmung an den meisten Tagen des Jahres die Brandungsintensität übertrifft (MERGNER 1971). Wahrscheinlich ist *Millepora dichotoma* stets auf sauerstoffgesättigtes, planktonreiches Wasser angewiesen, dessen volle Nutzung offensichtlich nur durch eine strenge Ausrichtung ihrer Kolonien quer zu der des jeweils stärksten Wasseraustausches erfolgen kann. Dafür sprechen auch Befunde, nach denen lokale Turbulenzbereiche mit ständig wechselnden Wasserrichtungen wie etwa die Öffnungen einiger Tunnelkamme oder die starke Verengung im Verlauf des sog. Nebenkanales mit scheinbar wirr ausgerichteten, strauchartig wachsenden Kolonien besetzt sind (vgl. p. 321 und Abb. 9b).

Die beiden anderen *Millepora*-Arten, *M. exaesa* und *M. platyphylla*, zeigen anscheinend größere ökologische Valenzen: Sie werden nämlich auch in der Rifflagune, am Rückriff und auf dem Riffdach gefunden, wo der Wasseraustausch pro Volumen- und Zeiteinheit nicht mehr so häufig erfolgt wie etwa an der Riffkante. Dagegen fehlen alle *Millepora*-Arten im Bereich des Vorriffes unterhalb von ungefähr 10 m und innerhalb kräftig durchströmter, aber stark beschatteter Kanäle, was wiederum auf einen hohen Lichtbedarf dieser Gattung schließen läßt (vgl. SCHUHMACHER 1973 a).

Scleractinia

Von den mindestens 66 festgestellten Steinkorallenarten sollen hier nur wenige hervorgehoben werden, da die Verbreitung von massig wachsenden Korallen und Zweigkorallen innerhalb der einzelnen Rifffregionen später noch ausführlicher diskutiert werden muß (vgl. pp. 333–338). Unter den Zweigkorallen ist *Acropora scandens* zweifellos die auffälligste Art, zumal sie in mehreren Wuchsformen vorkommt: Im Vorriff bildet sie große tischförmige Kolonien, die sich bei 1 bis 2 m Durchmesser gelegentlich 1,5 m über den Untergrund erheben (Abb. 8f). Am Rifffhang wächst dagegen die gleiche Art je nach Hangneigung niedrig-buschförmig oder horizontal-konsolenartig. Diese unterschiedlichen Wuchsformen sind keine verschiedenen Altersstadien, sondern wahrscheinlich vom Lichtangebot abhängige Ökoformen. Wesentlich stärker verbreitet ist *Acropora variabilis*: Sie kommt vereinzelt schon in der Rifflagune und am Rückriff vor, bildet auf der Rifffplattform zahlreiche kleine, geduckte Polster und trägt entscheidend zur Besiedlung des Rifffhanges bei (Abb. 5c, 9c und 10). Hier formiert sie nämlich unmittelbar unterhalb des Brandungsbereiches eine „obere *Acropora*-Zone“ und entlang der Hangbasis eine „untere *Acropora*-Zone“ (Abb. 10), die – wie an der Sinaiküste bei Eilat näher analysiert – teilweise aus herabgebrochenen und weiterwachsenden Zweigstücken der oberen *Acropora*-Zone entstanden ist. Sie kann daher wie dort als „sekundäre *Acropora*-Zone“ der oberen „primären *Acropora*-Zone“ gegenübergestellt werden (MERGNER 1971). Sofern die anlaufenden Windwellen an geschützten Abschnitten der Riffkante keine zerstörenden Brandungsdrucke erzeugen, findet sich *Acropora variabilis* auch hier in größerer Zahl.

Die ahermatypischen Korallen *Balanophyllia gemmifera* und *Tubastrea (Dendrophyllia) micrantha* werden vor allem unter beschatteten Überhängen der Riffkante und innerhalb des dunklen Grottensystems darunter gefunden. WELLS (1956) beschränkt die Gattung *Tubastrea* auf plokoid wachsende Arten und stellt die im Leben charakteristisch schwarzgrüne *T. micrantha* auf Grund ihrer dendroiden Wuchsform eindeutig zur Gattung *Dendrophyllia*. Da sie jedoch am Golf von Aqaba bisher als *Tubastrea micrantha* bekannt war (LOYA & SLOBODKIN 1971), sollen hier beide Gattungsnamen genannt werden.

Stylophora pistillata ist die einzige Zweigkoralle, die den gleichen ökologischen Spielraum aufweist wie unter den massig wachsenden Steinkorallen die ausgesprochen euryöken *Favia pallida* und *Goniastrea pectinata* (Abb. 4e und 7f). Diese drei Arten werden daher vereinzelt bereits in der ufernahen Rifflagune gefunden (Abb. 7a), haben aber auch einen überwiegenden Anteil an den wenigen lebenden

Steinkorallen des toten Riffdaches (Abb. 4c und d) und sind im Vorriff sogar recht häufig. In den gleichen Riffregionen kommt auch *Platygyra lamellina* vor, wenn auch nicht so nahe gegen das Ufer hin. Diese Art vermag im Verlauf vieler Jahrzehnte Kolonien von mehreren Metern Durchmesser zu bilden, ohne daß an ihrer Oberfläche größere Partien absterben und damit Siedlungsflächen für andere Korallen abgeben. Daher kann örtlich *Platygyra lamellina* durch ihre Flächenausdehnung sehr deutlich hervortreten, wie dies etwa an der Riffkante des Ufersaumriffes und in der Mikroatollzone und am Rückriff des Lagunensaumriffes der Fall ist (Abb. 7e). Im Vorriff ist diese Art ebenfalls nicht selten, bildet hier aber – möglicherweise wegen der Konkurrenz anderer Arten – nur wesentlich kleinere Kolonien. *Porites*-Arten, vor allem *P. lutea*, haben ihr Hauptvorkommen am Rückriff, an der Hangbasis und im oberen Vorriff, also in Bereichen ausgiebiger, aber niemals zerstörender Wasserbewegung. In beiden Untersuchungsabschnitten finden sich im Vorriff nahe der Hangbasis ausgedehnte *Porites*-Kolonien, teils als monospezifischer Korallenbau (Abb. 5c), teils mit *Acropora variabilis* besetzt (Abb. 8e und 10).

Alcyonaria und Gorgonaria

Zur Ökologie der indopazifischen Weichkorallen liegen fast keine Beobachtungen vor; das gilt auch für die Arten des Roten Meeres, wo sie im Vergleich zu anderen Meeren auffallend häufig verteten sind (SCHUHMACHER 1974). Die Variabilität im äußeren Erscheinungsbild der meisten Weichkorallen wie auch in der Form ihrer taxonomisch wichtigen Spiculae erschwert die Bestimmung der einzelnen Arten und damit auch ökologische Untersuchungen an Vertretern dieser Oktokorallengruppe. Eine deutlich engbegrenzte Präferenz zeigte nur *Cladiella (Lobularia) pachyclados*: Als Pionierart ist sie offensichtlich auf das seichte Riffdach beschränkt. Xeniidien spielen dagegen besonders im Vorriff mit seiner verminderten Beleuchtungsintensität eine bedeutende Rolle als Sekundärbesiedler von Steinkorallen. Auch die *Gorgonarie Acabaria pulchra* kommt nur in sehr spezifischen Riffbiotopen vor: Fast immer stehen ihre niedrig strauchförmigen Kolonien innerhalb des kräftig durchströmten Grotten-systems unter der Riffkante (vgl. SCHUHMACHER 1973b).

Crustacea

Der Cirripedier *Tetraclita squamosa* besiedelt das untere Eulitoral nur dort, wo eine ausreichende Uferbrandung herrscht. Darauf weisen zumindest Untersuchungen an künstlichen Riffen bei Eilat hin (SCHUHMACHER, in Vorbereitung). Auch der Vergleich zwischen den Gezeitenzonen beider Untersuchungsabschnitte weist auf einen derartigen Einfluß hin: Der Strand des Ufersaumriffes mit seinen ausgedehnten *Tetraclita*-Barrieren (Abb. 4a) ist gegen das offene Meer nur durch einen halb so breiten Riffstreifen wie der des Lagunensaumriffes geschützt und zeigt daher eine entsprechend stärkere Brandungsbewegung. Als weitere Krebsart der Gezeitenzone wurde im Sand verborgen der bohngroße Anomure *Hippa picta* gefunden, dagegen nicht die im

gleichen Biotop vorkommende verwandte *Hippa celaeno*. Unter den Einsiedlerkrebse n war in der Abrasionszone des toten Riffdaches *Clibanarius signatus* am häufigsten, der vor allem die Gehäuse von *Strombus mutabilis* bis in die Gezeitentümpel des Eulitoralbereiches verschleppt. *Dardanus lagopodes* (syn. *D. sanguinolentus*) wiederum ist stärker auf die Rifflatform und die tieferen Regionen der Rifflagune beschränkt (vgl. LEWINSOHN 1969). Nur in letzterer wurden auch die Krabben *Matuta lunaris* und *Portunus alcocki* gefunden, während Krebse der Gattungen *Harpi-liopsis*, *Trapezia* und *Tebralia* auf nahezu jeder lebenden Zweigkorallenkolonie festgestellt wurden.

Mollusca

Die bis 6 cm lange Käferschnecke *Acanthopleura haddoni* wurde nur im unteren Eulitoral des Küstensaumriffes gefunden, wo sie auf und zwischen *Tetraclita*-Gehäusen recht häufig ist. Sie fehlt dagegen auf den Strandfelsplatten des oberen Eulitorals. Vergleichsbeobachtungen an verschiedenen Stellen der Sinaiküste des Golfes lassen erkennen, daß die Tiere sehr unebenes Substrat bevorzugen, wo sie sich während des Trockenfallens in Nischen und Löchern festsaugen können.

Auch unter den aufgesammelten Prosobranchiern ließen sich teilweise deutliche Habitat-Präferenzen feststellen: So waren *Puncticulis (Conus) arenatus* und *Conus tessulatus* in der sandigen Rifflagune wesentlich zahlreicher als auf dem anstehenden Korallenfels des Ufersaumriffdaches. Hier fand sich wiederum *Engina mendicaria* vor allem im Bereich des ufernahen toten Riffdaches häufig. Wahrscheinlich ernährt sich diese räuberische Art vornehmlich von anderen Schnecken und Polychaeten, da Ascidien, die nach TAYLOR (1971) angeblich die Hauptnahrung bilden, in diesem Bereich nicht gefunden wurden. Insgesamt erwiesen sich die Algenzone, Weichkorallenzone und Mikrotollzone der Rifflagune als die Rifflagen mit dem arten- und individuenreichsten Gastropodenvorkommen. Sandbewohnende Muschelarten wurden bei dieser Untersuchung nur in geringem Umfang berücksichtigt, dagegen um so mehr auf oder in Korallen lebende Arten: So wurde *Pteria egyptiaca* nahezu ausschließlich auf *Millepora dichotoma* gefunden, an deren strömungsexponierten Standorten offensichtlich optimale Bedingungen für Filtrierer herrschen. Ungeklärt ist jedoch die Frage, ob eine Ansiedlung dieser Art auf Steinkorallen-Kolonien ähnlicher Standorte durch Abwehrreaktionen der Korallenpolypen verhindert wird; an *Acropora*-Zweigen zuweilen angeheftet gefundene Pteriiden gehören nämlich stets einer anderen Art an. *Pedum* sp. wurde überwiegend in *Porites*-Kolonien festgestellt und gelegentlich auch in *Goniastrea pectinata*, dagegen nicht in anderen Korallenarten. Auf dem Riffdach waren nur 4 bis 8 cm lange, juvenile Exemplare von *Tridacna squamosa* häufig (Abb. 4d), während bis 15 cm lange Tiere nur vereinzelt am Riffhang und an der Basis der dem Ufersaumriff vorgelagerten Pfeiler vorkamen.

Echinodermata

Von den in den Untersuchungsabschnitten gesammelten Haarsternen war *Lamprometra klunzingeri* in den Höhlungen der Riffkante und des oberen Riffhanges

sehr häufig. Hier wurde er tagsüber in schattigen Verstecken eingerollt gefunden, nachts aber mit entfalteten Fächern und Plankton filtrierend auf erhöhten Stellen der Riffranke (Abb. 9e). Am unteren Rifffhang und tiefer gelegenen Vorsprüngen der vorgelagerten Korallenfelspfeiler schloß sich der vorgenannten Art nach unten hin *Heterometra savignii* an (vgl. zu dieser vertikalen Zonierung auch RUTMAN & FISHELSON 1969). Während diese beiden Arten in ihrem Aktivitätsmuster einen ausgeprägten Tag-Nacht-Rhythmus aufweisen (MAGNUS 1963 a), waren die nur im schwächer beleuchteten Vorriff unter 12 m Tiefe gefundenen *Decametra chadwicki* und *Capillaster multiradiatus* auch tagsüber in Fangstellung.

Von den See gurken war *Holothuria leucospilota* nur in der Geröllpflaster- und Sandzone des Uferkanals im Lagunensaumriff eingegraben. Nach POPE (zitiert in BAKUS 1973) kommt die Art sogar im Gezeitenbereich vor, wo sie das periodische Trockenfallen jeweils durch Abscheiden einer Schleimhülle überdauert. Die im ganzen tropischen Indopazifik sehr häufige *Halodeima atra* besiedelte dagegen vor allem die Algenzonen, Weichkorallenzone und Mikroatollzone der Rifflagune, vereinzelt auch eingesandete Krater des Ufersaumriffdaches. Nur diese Art spielte in den von uns untersuchten Riffab schnitten zahlenmäßig eine bedeutendere Rolle.

Deutlich unterschiedliche Präferenzen bestimmter Biotope zeigten vor allem die Seeigel. Von den im Sand grabenden Arten wurden nur *Clypeaster humilis* und *Lovenia elongata* in der Rifflagune gefunden, während von den an der Oberfläche weidenden Arten einige so häufig vorkamen, daß sie zur Charakterisierung mehrerer biophysographischer Zonen des Ufersaumriffdaches herangezogen werden konnten (Abb. 6): Von ihnen vermochte sich *Echinometra mathaei* am weitesten gegen das Ufer hin auszubreiten. Er fand sich mit juvenilen, nur 2 cm im Durchmesser zeigenden Exemplaren schon am Übergang des Uferkanals in die Abrasionszone (Abb. 4b). In diesem deckungsarmen Bereich, der gelegentlich noch trockenfallen kann, hatten nicht alle der nachtaktiven Tiere tagsüber ein Versteck. Genügend Schlupfwinkel boten sich dagegen in der seewärts anschließenden Kraterzone, so daß *Echinometra mathaei* in diesem Abschnitt des toten Riffdaches die zahlenmäßig häufigste der makroskopisch erkennbaren Tierarten darstellte. Gegen die Riffranke hin fiel die Art dann zunächst weniger auf und wurde erst unmittelbar vor dieser wieder häufiger gefunden. Im Vorriff aber wurde sie nur noch vereinzelt bemerkt. Angaben zur mengenmäßigen Verteilung sind jedoch gerade bei dieser relativ kleinen, nachtaktiven Art ziemlich schwierig. Demgegenüber tritt der tagaktive *Tripneustes gratilla* optisch viel stärker hervor, da er meist auffallend gefärbt ist. Die Hauptweidegebiete dieser etwa faustgroßen Art sind die Krater- und Mikroatollzone des toten Riffdaches (Abb. 4d).

Der wiederum nachtaktive *Diadema setosum* hat trotz seiner langen, beweglichen Stacheln unter den tagaktiven Fischen mehrere Feinde wie etwa den Drückerkfisch *Balistes fuscus* (FRICKE 1971), vor denen er sich in Nischen und Höhlungen des Korallenfels verbirgt (Abb. 9f). Dabei sind seine Stacheln teilweise in diesen verkeilt, teilweise aber gegen die Höhlenöffnung gerichtet. Ausreichende Versteckmöglichkeiten bieten sich dieser mit Stacheln oft 25 cm Durchmesser erreichenden Art, von der ufernahen Abrasionszone abgesehen, fast überall im Riff. Allerdings meiden die Tiere mit ihren zerbrechlichen langen Stacheln Bereiche kräftiger Wasserbewegung wie z. B. die Brandungszone. Während das in den Tabellen 6 und 13 dargestellte Verteilungsmuster

von *Diadema* auf Tagesbeobachtungen beruht, fanden sich während zweier nächtlicher Tauchgänge bei Hochwasser und gleichzeitig schwacher Brandung gerade an Rifflanke und oberem Rifflhang wesentlich mehr weidende Tiere als bei Tag, die dann möglicherweise im Grottensystem der Rifflanke versteckt sitzen.

Seeigel mit verdickten Stacheln, meist als *Lanzeneigel* zusammengefaßt, zeigen gegeneinander etwas unterschiedliche Präferenzen: So verkehrt sich *Heterocentrotus mammillatus* (Abb. 5e) tagsüber bevorzugt in Nischen und Klüften der seeseitigen Rifflattform, während die Cidariden *Phyllacanthus imperialis* (Abb. 5e, Erstnachweis für den Golf von Aqaba) und der wesentlich seltenere *Prionocidaris baculosa* Verstecke an Rifflanke und Rifflhang bevorzugen. Zumindest am Ufersaumriff ließ sich eine derartige Standortdifferenzierung feststellen. Alle Lanzeneigel gelten ebenfalls als nachtaktiv.

Unter den *Schlangensteinen* ist das Gorgonenhaupt *Astroboa nuda* mit seinen als Filtrierapparat vielfach verzweigten Armen zweifellos die auffallendste Erscheinung: Bei einem nächtlichen Tauchgang am Ufersaumriff wurden zahlreiche Tiere in Fangstellung mit einem Abstand von ein bis zwei Metern am Mittelpfeiler beobachtet, wobei sie ihre Arme zu einem Fächer quer zur Rifflängsströmung formierten. Im Gegensatz zu Haarsteinen erweisen sich Gorgonenhäupter als sehr lichtempfindlich und rollen, vom Schein einer Unterwasserlampe getroffen, binnen weniger Sekunden ihre Arme ein. Ihre Verstecke, in denen sie tagsüber zu faustgroßen Knäueln zusammengerollt sitzen, liegen meist nahe den nächtlich regelmäßig aufgesuchten Fangplätzen. Der im Riff weitaus häufigste Schlangenstein ist jedoch *Ophiocoma scolopendrina*, eine vorwiegend zwischen und unter toten Korallen lebende, weit verbreitete Art. Das von MAGNUS (1963 b) beschriebene Abweiden staubfeiner Partikel von der Oberfläche des auflaufenden Gezeitenwassers konnte bei Aqaba nicht beobachtet werden, da hier keine Rifflabschnitte so weit trockenfielen, daß während der Ebbezeit ein Staubfilm hätte entstehen können.

Seeesterne sind in den Riffen des Golfes von Aqaba nirgends häufig vertreten. Lediglich *Linckia multiflora*, eine nachtaktive Art mit variabler Armzahl und der Fähigkeit zur architomen Autotomie einzelner Arme, findet sich regelmäßig im Schutz von Korallenbauten innerhalb des ganzen Riffbereiches. *Asterina burtoni* und *Fromia ghardaqana* wurden dagegen nur auf dem lebenden Riffdach, am Rifflhang und im Vorriff gefunden.

Charakteristika einzelner Rifflzonen als Ergebnis der Einwirkung unterschiedlicher Faktoren

Die wichtigsten abiotischen Faktoren, die für den Aufbau eines Riffls und die Ausbildung seines Typus verantwortlich sind, aber auch seine Untergliederung in charakteristische Teilbereiche bestimmen, sind Temperatur, Licht und Wasserbewegung.

Wenn auch die *Wassertemperatur* in erster Linie für die großräumige Verteilung der Korallenriffe über die Weltmeere entscheidend ist, spielt sie im Golf von Aqaba, wo diese Riffe einen ihrer nördlichsten Vorposten haben, auch für deren lokale Ausbildung eine Rolle, vor allem im Zusammenhang mit der Gezeitenbewegung. Die

B e l e u c h t u n g s s t ä r k e, abhängig von Wassertrübung, Rauhigkeit der Wasseroberfläche und Sonnenstand, erlaubt im Golf von Aqaba weithin ein Korallenwachstum bis mindestens 50 m Tiefe. Sie ist also, im ganzen betrachtet und von wenigen Ausnahmen abgesehen, in den untersuchten Riffabschnitten kein limitierender Faktor. Jedoch werden die lokale Verteilung der Arten und die Zusammensetzung der einzelnen Biozönosen in hohem Grade von der wechselnden Beleuchtungsstärke und -dauer beeinflusst (SCHUHMACHER 1973 a).

Von entscheidender Bedeutung, gerade für die Differenzierung des Riffes in seine verschiedenen strukturellen und biophysigraphischen Zonen, ist dagegen die **W a s s e r b e w e g u n g** oder, genauer gesagt, die Häufigkeit des Wasseraustausches pro Raumeinheit (MERGNER 1967). Sie ist, vor allem in Form der Windwellen, der Brandungsturbulenz und des Brandungsrücklaufes, für die stete Zufuhr von planktischer Nahrung und Sauerstoff, die Ausgeglichenheit von Wassertemperatur und Salinität sowie den Abtransport schädlicher CO₂-Ansammlungen (YONGE 1963) und anfallender Sedimente verantwortlich. Ausgiebige Wasserbewegung ist daher Voraussetzung für ein üppiges Korallenwachstum und damit auch für das Entstehen vielfältiger Hartstrukturen. Das Maschenwerk dieser Hartstrukturen wiederum bildet das Substrat für sedentäre Sukzessivbesiedler und bietet Unterschlupf für eine arten- und individuenreiche mobile Fauna.

Andererseits bewirkt die ständige mechanische Beanspruchung der Korallen und anderen Rifforganismen im bewegten Wasserkörper ihren Abbau oder Umstrukturierung. Als **A b r a s i o n** oder **E r o s i o n**, **S e d i m e n t a t i o n** oder **Z e m e n t i e r u n g** fördert diese Beanspruchung das Entstehen neuer Substrate und Strukturen bzw. ganzer Strukturzonen, die ihrerseits wiederum Biozönosen mit spezifischen Lebensansprüchen beherbergen können. Schließlich haben neben dem Seegang auch noch die Wasserversetzungen der **G e z e i t e n** einen gestaltenden Einfluß auf die Riffe des Golfes von Aqaba. Der entscheidende Einfluß der Wasserbewegung auf die Gestaltung der Riffbiotope, auf die Zusammensetzung ihrer Lebensgemeinschaften, auf das Hervortreten bestimmter Leitarten und biophysigraphischer Zonen und deren horizontale und vertikale Anordnung ist also unbestreitbar. Daher erscheint es zweckmäßig, die einzelnen Riffzonen in erster Linie unter dem Aspekt der Wasserbewegung als des verursachenden Faktors zu beleuchten. Dabei ist mit den von See her anlaufenden Wellen auch schon die Reihenfolge in dieser Betrachtung, nämlich die vom Vorriff hin zum Strand, gegeben:

Vorriff

Das Vorriff ist faunistisch durch seine **A r t e n f ü l l e** gekennzeichnet, ein Merkmal, das auch für die Riffe der gegenüberliegenden Sinaiküste gilt (LOYA & SLOBODKIN 1971, LOYA 1972), und wahrscheinlich mit dem ausgeglichenen „ökologischen Klima“ dieser Riffregion zusammenhängt: Die Riff längsströmung, die in beiden Richtungen über dem Vorriff entlangstreicht, hat keinerlei zerstörende Wirkung, ist aber kräftig genug, um die positiven Auswirkungen der Wasserbewegung, vor allem eine ausreichende Nahrungszufuhr, zu gewährleisten. Daher dominieren in diesem Bereich

Suspensionsfresser der verschiedensten systematischen Zuordnung. Wegen der seewärts steil abfallenden Böschungen bilden die aus dem Riffdach stammenden Sedimente keine zusammenhängende Feinschuttdecke. Vielmehr ist diese von Flächen anstehenden Gesteins unterbrochen und von Grobschutthalden aus größeren Korallen-trümmern überlagert, die beide Ansiedlungsareale für Korallengesellschaften aller Wuchsformen darstellen. Unter diesen fallen besonders die meterhoch aufragenden tischförmigen Kolonien der *Acropora scandens* auf. Mit ihrem Schicksal sind Änderungen in der Verteilung von Licht und Schatten eng verbunden und damit auch der Wechsel in der Besiedlung durch entsprechend reagierende Spezialisten.

Kalkinkrustierende Rotalgen wie *Lithothamnion* u. a., die für die Verfestigung des primären Kalkgerüsts besonders wichtig sind, spielen, im Vergleich zur Riffplattform, im Vorriff nur eine geringe Rolle. Dadurch kann sich die Bioerosion in diesem Riffbereich besonders stark auswirken. Hinzu kommt ein im Verhältnis zu vielen anderen Riffgebieten des Indo-Pazifiks ungewöhnlich reicher Anteil an Xenidiiden und anderen schnellwüchsigen Weichkorallen, welche abgestorbene Flächen der Korallenstöcke rasch wieder besiedeln und auch deren lebende Partien durch Überwuchern zum Absterben bringen können. Auf die riffgeologische Bedeutung dieses Vorganges hat schon SCHUHMACHER (1974 b) an anderer Stelle hingewiesen. Wenn auch genaue Messungen innerhalb des im Vergleich zur Riffplattform schwerer zugänglichen Vorriffes noch ausstehen, so ist doch zu vermuten, daß hier die Produktion und Destruktion von primärer Kalksubstanz sowie der dementsprechende Sedimentanfall besonders umfangreich sind.

Auf den damit verbundenen ständigen Umsatz des Substrates mögen auch die unentwegten subtilen oder augenfälligen Änderungen in der Zusammensetzung der Biozönosen zurückzuführen sein. Tatsächlich erreichen diese im Vorriff noch weniger als im übrigen Riff einen stabilen, durch relativ wenige Arten charakterisierten Endzustand. Vielmehr stehen – noch deutlicher als im übrigen Riff – die Lebensgemeinschaften des Vorriffes in einem Fließgleichgewicht, das die ausschließliche Ansiedlung weniger Arten auf Kosten der anderen verhindert: Durch bestimmte, optisch oder numerisch hervortretende Leitarten und durch klar umschriebene Areale charakterisierte biophysio-graphische Zonen, wie dies etwa auf der Riffplattform oder am Riffhang der Fall ist, können am Vorriff nicht festgestellt werden (vgl. Abb. 6 und 13). Wahrscheinlich handelt es sich dabei auch um eine Auswirkung des ausgeglichenen „ökologischen Klimas“, vor allem der gleichmäßigen Wasserbewegung.

Riffkante und Riffhang

Im Gegensatz zu diesen ausgeglichenen Verhältnissen herrschen an Riffkante und Riffhang weit unterschiedlichere Wasserbewegungsformen und vor allem eine stark wechselnde Bewegungsintensität. Hier spielt eindeutig die Brandung die entscheidende Rolle bei der Selektion des Artenbestandes der Biozönosen: Schnellwüchsige *Acropora*-Arten und besonders die Hydrokoralle *Millepora dichotoma* kennzeichnen den Verlauf der Riffkante. Bekanntlich ist gerade die Orientierung der fächerförmigen *Millepora*-

Kolonien ein zuverlässiger Anzeiger für die vorherrschende Wasserbewegungsrichtung (MERGNER 1967, 1971, v. WAHLERT 1969, vgl. auch Diskussion p. 327 sowie Abb. 10, 11 und 13):

Wegen der bevorzugt aus nördlichen Richtungen wehenden Winde kann sich auf der nur wenige Kilometer langen Strecke zwischen Nordende des Golfes und Untersuchungsgebiet noch kein starker Seegang ausbilden. Da auch Südstürme, die sich allerdings verheerend auswirken können und in erster Linie für die Schuttproduktion am Riffhang sorgen, nur selten auftreten, überwiegt an der Riffkante der von uns untersuchten Abschnitte eine mäßig starke Brandung. Die im rechten oder stumpfen Winkel anlaufenden Windwellen erzeugen zusammen mit dem annähernd gleichgerichteten Brandungsrücklauf eine pendelnde Orbitalbewegung senkrecht zur Riffkante. Infolgedessen sind hier die *Millepora*-Fächer parallel zu dieser ausgerichtet, während sie unterhalb von 3 bis 5 m Tiefe, wo die Pendelbewegung von der Riff längsströmung abgelöst wird, quer zu dieser stehen.

Acropora-Arten, die zu den schnellstwüchsigen Korallen zählen und daher Brandungsschäden besonders rasch ausgleichen können, verdichten sich unmittelbar unterhalb der Riffkante zu einer „oberen *Acropora*-Zone“. Oft wird sie entlang der Hangbasis von einer „unteren *Acropora*-Zone“ begleitet, die wahrscheinlich vorwiegend aus herabgestürzten Korallenbruchstücken der oberen Zone hervorgegangen ist. Beide *Acropora*-Zonen setzen sich noch ins Kanalsystem hinein fort (Abb. 11 und 13): Die untere *Acropora*-Zone geht unmittelbar in die des breiten Canyons über, endet aber schon vor dem verengten Durchlaß, während die obere *Acropora*-Zone zwar erst hinter der *Millepora dichotoma*-Zone des Brandungsbereiches beginnt, dafür aber bis fast an das Rückriff reicht. Offensichtlich stehen Lage und Ausdehnung dieser Zonen in enger Abhängigkeit zur Intensität des Wasseraustausches. Während nämlich bei mäßigen Brandungsdrücken *Acropora* von *Millepora* verdrängt wird, so auch im mittleren Roten Meer (MERGNER 1967), erscheint letztere gegenüber stärkeren Brandungsenergien zu fragil. Dann aber gehört die Riffkante eindeutig flach-polsterförmig oder konsolenartig wachsenden *Acropora*-Arten, wie dies etwa bei Dahab an der Sinaiküste oder auf Heron-Insel am Großen Barriereriff (SCHUHMACHER 1974 b) oder bei Hikkaduwa in Ceylon (MERGNER & SCHEER 1974) der Fall ist.

Erst unterhalb der ausgesprochenen Brandungsregion mit ihren zwar üppigen, aber fast einförmigen *Millepora*- und *Acropora*-Zonen, d. h. erst im Bereich der Schwingungszone, nimmt die Artenvielfalt der Cnidaria und der sog. Begleitfauna erheblich zu (Abb. 5a und 9c). Daher findet sich hier ein äußerst abwechslungsreicher Biotop, wie er hinsichtlich der Variabilität seiner Strukturformen, seiner Raumgliederung und seiner Licht-Schattenverteilung höchstens noch im Vorriff möglich ist. Dagegen sind die Seitenwände der Entwässerungskanäle im Lagunensaumriff wesentlich artenärmer; außerdem zeigen sie eine sehr viel geringere Siedlungsdichte der lebenden Korallen. Wahrscheinlich liegt dies teils an den senkrecht abfallenden Kanalwänden, die nur eine ungünstige Anordnung der Besiedler zum Lichteinfall gestatten, teils aber an den Erosionskräften der Wassermassen, die bei starkem Wind auf das Riffdach geschoben werden und dann über das Kanalsystem ins offene Meer zurückfließen.

Riffdach

Äußere Riffplattform

Ein nur wenige Meter breiter Streifen des Riffdaches, die unmittelbar an die Riffkante grenzende äußere Riffplattform, steht in besonderem Maße unter dem Einfluß der Brandung: Die gegen das Riff anlaufenden Windwellen brechen über der Riffkante zusammen und stürzen auf den Riffdachstreifen dahinter. Dabei verteilen sich die mitgeführten Wassermengen in raschem Guß uferwärts und laufen dann als Brandungsrestwellen mit abnehmender Geschwindigkeit über das Riffdach weiter. Zu den überwiegend vertikal pendelnden Wasserbewegungsformen und Turbulenzen der Brandungswelle mit ihren enormen Stau- und Preßdrücken treten also kurzfristig starke Horizontalströmungen. Derartige Kräftekombinationen erlauben keine locker verzweigten oder gar fragilen Wuchsformen. Daher bleiben verzweigte *Acropora*-Stöcke gestaucht und gedrunken und die ebenfalls niedrigen *Pocillopora*- und *Stylophora*-Kolonien ducken sich bevorzugt in Mulden und Nischen der Riffplattform.

Krustenbildende Kalkalgen sind diesen extremen Strömungsbedingungen am besten angepaßt; sie bilden bekanntlich hinter der Riffkante pazifischer Riffe, die wesentlich stärkeren Brandungsenergien ausgesetzt sind, ausgedehnte Kalkwälle, die sog. „algal ridges“. Außer groben Korallenbruchstücken werden in ihrem Bereich keine Sedimente abgelagert. Daher bleiben die Lückenräume zwischen den einzelnen Korallenästen und Kolonien erhalten, selbst wenn diese bereits abgestorben und von Kalkalgen überzogen sind. Sie bilden tagsüber die Schlupfwinkel der großen Lanzenigelarten, die sich in ihnen mit ihren bleistiftdicken Stacheln gegen die Strömung verkeilen (Abb. 5e). Sofern die einzelnen Lückenräume noch miteinander anastomieren und dadurch ein Grotten-system zwischen Riffhang und Riffplattform bilden, werden sie von jeder anlaufenden Welle kräftig durchgespült. Auf die speziell hier vorkommenden *Gymnangium eximium* und *Acabaria pulchra* wurde bereits hingewiesen. Im ersten Untersuchungsabschnitt ist das äußere Riffdach des Ufersaumriffes überwiegend von Weichkorallen in zwei hintereinanderliegenden biophysio-graphischen Zonen bestanden, nämlich einer vorderen *Litophyton arboreum*-Zone und einer uferwärts folgenden *Simularia*-Zone (Abb. 4f, 6 und 13). Daraus darf geschlossen werden, daß es weniger brandungsexponiert ist als der gleiche Riffdachstreifen des Lagunensaumriffes. Tatsächlich sind dem Ufersaumriff zwei große Korallenfelspfeiler als Wellenbrecher vorgelagert; möglicherweise bremst auch das flachere obere Vorriff die Wellenenergien etwas ab.

Mikroatollzone

Riffhang und äußere Riffplattform werden ständig von sauerstoffreichem, klarem und gleichmäßig temperiertem Wasser der offenen See umspült. Mit Annäherung an das Ufer werden jedoch die Sedimentfracht und die Schwankungen der Temperatur und des Salzgehaltes immer größer, das Volumen des Wasseraustausches dagegen immer geringer. Einhergehend mit diesen sich für Korallen verschlechternden Umweltbedingungen nimmt daher die Anzahl teilweise oder vollständig abgestorbener Korallen

immer mehr zu; wir gelangen allmählich vom „lebenden“ ins „tote“ Riffdach. Da aber die Einwirkung der Wassererosion und noch mehr die der Bioerosion bei abnehmender Reparationsfähigkeit der primären Gerüstbildner gleich bleibt, wird der ufernahe Bereich des Riffdaches nach und nach abgetragen (vgl. p. 339 ff. sowie Abb. 6 und 13).

Im Bereich der Mikroatollzone spielen die *Gezeiten* eine besonders augenfällige Rolle. Während zunächst WOOD-JONES (1910) eine Entstehung durch Sedimentation annahm, wiesen KREMPF (1927) und RISBEC (1929) auf den entscheidenden Einfluß von Niedrigebben hin: Mikroatolle entstehen, wenn die zunächst noch kuppelförmigen Oberseiten massig wachsender Korallenstöcke bei extremem Niedrigwasser, wie es im Roten Meer vor allem im September auftreten kann (KLUNZINGER 1872, FISHELSON 1973a), trockenfallen und dann absterben, während die Seiten ringförmig nach außen weiterwachsen (vgl. p. 258). Meist werden die abgestorbenen Kuppen allmählich durch Abrasion eingeebnet und von Weichkorallen besiedelt. Entsprechend häufig sind daher Rasen von *Litophyton*, *Sinularia* und *Cladiella* im Bereich der Mikroatollzone (Abb. 7d und 11). Ferner ist das weitgehende Fehlen von Zweigkorallen wie *Acropora* und *Stylophora* auffallend, möglicherweise weil sie mit ihren nur millimetergroßen Polypen beim Trockenfallen wesentlich stärker gefährdet sind als die massig wachsenden Arten mit ihren vergleichsweise großen, reichlich Schleim produzierenden Polypen (vgl. FISHELSON 1973 a). Daneben scheint *Acropora* freilich auch einen häufigeren Wasseraustausch zu benötigen, als er gemeinhin in dieser Zone erfolgt, während er offensichtlich für viele massig wachsende Arten, wie *Favia pallida*, *Favites abdita*, *Goniastrea pectinata*, *Platygyra lamellina*, *Porites lutea* u. a. ausreicht.

Mikroatolle kommen auf der flachen Riffplattform beider Untersuchungsabschnitte, entlang der uferseitigen Strecken der Entwässerungskanäle, am Rückriff wie auch in der Rifflagune vor (Abb. 6, 11 und 13). Sie unterscheiden sich dabei nur durch die bedeutendere Höhe, die sie innerhalb der Lagune und am Rückriff erreichen. Für sedentäre Suspensionsfänger wie Steinkorallen ist es natürlich von Vorteil, wenn ihre Kolonien über ihre Umgebung hinausragen, weil die vorbeistreichende Strömung dadurch Turbulenzen bildet, welche das Nahrungsangebot und die Sauerstoffversorgung verbessern. Daher können sich Mikroatolle zu regelrechten *Miniaturriffen* auswachsen, wofür das Rückriff des Lagunensaumriffes ein einprägsames Beispiel bietet (Abb. 7e und 11). Hier läßt sich geradezu eine Übergangsreihe von kleinen Einzelkolonien in der Weichkorallenzone über zunächst kleine und dann mehrere Quadratmeter große Mikroatolle bis zum zusammenhängenden Rückriff feststellen.

Horst- und Kraterzone

Weiter uferwärts tritt zur Belastung der Korallen durch gelegentliches oder periodisches Trockenfallen noch die durch eine zunehmende Sedimentationsrate. Die von der Riffkante herangeführten Sedimente werden nämlich von den sich abschwächenden Brandungsrestwellen mehr und mehr abgelagert. Außerdem kühlt mit zunehmender Entfernung vom offenen Meer und damit abnehmender Häufigkeit des Wasseraustausches das flache Wasser der Abrasionszone oder des uferseitigen Teiles der Rifflagune besonders in Winternächten so stark ab, daß sich hier lebensfähige Korallenstöcke auf

die Dauer nicht halten können. Tote Korallenhorste, vereinzelt noch mit kleinen lebenden Kolonien von *Favia*, *Goniastrea* oder *Stylophora* besetzt, kennzeichnen diese Region. Insgesamt verursacht hier die fortschreitende Erosion charakteristische Positiv- und Negativstrukturen: Scharfkantige Ruinenformen, sog. Horste, sind Reste des alten Riffdaches oder ehemals aufragender, oft umfangreicher Korallenstöcke. Kraterförmige Einsenkungen der Riffplattform können dagegen als Reste ehemaliger Lückenräume zwischen diesen Stöcken gelten (vgl. p. 258). Bei noch weiter fortgeschrittenem Abbau des Riffdaches wird die Erosion immer mehr zur Abrasion, indem nun die Korallenfelsruinen zerlegt, verkleinert und abgerundet, die Lückenräume aber mit Sedimenten aufgefüllt werden. Schließlich haben wir nur noch eine reine Abrasionsfläche vor uns mit sehr geringen Niveauunterschieden zwischen Erhebungen und Einsenkungen (Abb. 4b, 6 und 13). In dieser Zone ist eine Besiedlung durch Stein- oder Weichkorallen nicht mehr möglich.

Algen- und Seegraszonen

Die gegen das Ufer hin mit abnehmender Geschwindigkeit laufenden Brandungswellen lagern die mitgeführten Sedimente ihrem Gewicht entsprechend fraktioniert ab. Dabei werden Sand- und Schlammartikel, zumeist aus Erosion und Abrasion des Riffdaches stammend, am weitesten uferwärts verfrachtet. Hier bilden sie schließlich im Anschluß an den Strand ausgedehnte Sand- und Schlammflächen, die für Korallen und andere sedentäre Tiere nicht mehr besiedelbar sind. Dagegen dominieren in diesem Bereich der *Braunalgen* wie *Turbinaria elatensis*, vor allem aber in jeweils deutlichen biophysigraphischen Zonen *Styopodium zonale* und *Sargassum dentifolium* (Abb. 7b, c, 11 und 13). Noch weiter zum Ufer hin folgt schließlich *Seegras* mit der ausgedehnte Bestände bildenden *Halodule uninervis* und der weniger häufigen *Halophila stipulacea* (Abb. 7a, 11 und 13). Während aber die Großalgen noch Hartsubstrate, wie anstehenden Korallenfels, Korallentrümmer oder Muschelschalen, zum Festheften benötigen, können die rhizombildenden Seegrasarten reinen Sand- oder Sandschlammboden besiedeln.

Im unmittelbaren Uferbereich schließlich, wo die meist schwache Uferbrandung und eine den Strand entlangreichende Uferlängsströmung den Sandboden immer wieder umlagern und dabei einen Uferkanal eintiefen, können sich sedentäre Organismen nirgendwo dauernd ansiedeln, zumal dieser ufernahe Riffbereich des öfteren trockenfällt. Lediglich die biegsamen und zumeist mit einem schützenden Mulmbelag bedeckten Seegräser legen sich bei Niedrigebben dem Untergrund auf und können derart die Zeit des Trockenfallens überdauern.

Riffgenese und Riffalterung

Einführend wurde bereits die Bedeutung hervorgehoben, die ein Vergleich zwischen zwei offensichtlich unterschiedlich weit entwickelten Riffstadien für eine Analyse

des Einflusses der maßgeblichen abiotischen Faktoren auf das „Ökosystem Korallenriff“ haben muß. Die Beschreibungen der beiden Untersuchungsabschnitte wie auch die Diskussion der Artpräferenzen und Zonencharakteristika haben gezeigt, wie sehr diese Faktoren und unter ihnen vor allem die Wasserbewegung den Zustand der einzelnen strukturellen und biophysiographischen Zonen bestimmen. Im gleichen Ausmaß, in dem sie das Gedeihen der riffbildenden Organismen fördern oder hemmen, und darüber hinaus durch Erosion und Materialverfrachtung die Rifftopographie unmittelbar prägen, entscheiden sie auch über Genese und Alterung des Riffes. Es kann also nun die Entwicklungsgeschichte der Riffabschnitte, d. h. ihr Auf-, Um- und Abbau, als Funktion der abiotischen Faktoren, insbesondere der Wasserbewegung, betrachtet werden.

Wesentliche Funktionen der Wasserbewegung

Dabei sollen einige wichtige Beobachtungen die enge Abhängigkeit des Riffwachstums und der Riffalterung vom Ausmaß des Wasseraustausches verdeutlichen:

(a) Die Arten- und Individuenbestände beider Untersuchungsabschnitte wechseln von der Riffkante gegen das Ufer hin: Im allgemeinen nehmen sie in gleicher Richtung ab. An Stelle sauerstoffbedürftiger, gegen CO₂-Anreicherung und Sedimentbedeckung empfindlicher, aber mäßige Brandungsdrucke und Wasserturbulenz vertragender Arten treten immer mehr solche, die offensichtlich geringere O₂-Mengen tolerieren, vor allem aber höhere Trübstoffbelastungen zu ertragen vermögen. Schließlich finden, nahe dem Ufer, selbst diese Arten nicht mehr ihr Existenzminimum.

(b) Auch die Wuchsdensität nimmt normalerweise von der Riffkante zum Ufer hin ab. Das zeigt sich in der verminderten Produktion lebender Substanz wie auch toter Kalkstrukturen, wobei aber beider Anteile immer in einer bestimmten Relation zueinander stehen. Demgegenüber vergrößern sich aber gleichzeitig die unbelebte Riffoberfläche und dabei die Anzahl der abgestorbenen Korallenstöcke sowie das Volumen der abgelagerten Sedimente.

(c) Mit Abnahme der Wuchsdensität gegen das Ufer hin verringert sich auch die Fähigkeit zum Ausbessern der durch Bio- oder Wassererosion gesetzten Schäden: Während diese im Bereich ausgiebiger Wasserbewegung meist rasch wieder ausgeglichen werden, ist weiter uferwärts die Reparationsleistung zu gering. Damit kann hier die erodierende und einebnende Tätigkeit der Wasserbewegung nachhaltiger wirksam werden und zum Entstehen einer charakteristischen Abrasionszone führen, wie sie am Ufersaumriff tatsächlich auch gefunden wird.

(d) Die Veränderungen der Arten- und Individuenbestände sowie die Abnahme der Wuchsdensität und Reparationsfähigkeit erklären die beiden prinzipiellen, ihre Bewuchsdichte anzeigenden Strukturzustände jedes Riffes, die von MERGNER (1967) als „lebendes“ und „totes“ Riff bezeichnet werden und allmählich, ohne scharfe Grenze, ineinander übergehen. Ähnliche Strukturänderungen lassen sich auch an höheren Riffhängen von der Riffkante zur Hangbasis hin beobachten. Beide Begriffe „lebendes“ und „totes“ Riff bzw. Riffabschnitt oder Riffdach sollen nunmehr präzisiert werden: Als „lebend“ wird der Riffbereich angesehen, dessen Fläche überwiegend mit lebenden Korallen bedeckt ist, in welchem das Riff wächst und innerhalb dessen

erosionsbedingte Schäden durch Ausbessern oder Zuwachs wieder ausgeglichen werden. Dazu sind aber nur Steinkorallen, Hydrokorallen, inkrustierende Kalkalgen und in gewissem Maße auch Gorgonarien imstande.

Dichte Weichkorallenbestände können natürlich auch eine lebende Riffzone vortäuschen, tragen jedoch zum Riffwachstum nicht bei. Vielmehr behindern sie es sogar durch ihre Raumkonkurrenz (SCHUHMACHER 1974 b) und stellen, strenggenommen, nur einen lebenden Überzug von Sekundärbesiedlern auf sonst toter Korallenfelsunterlage dar, wie dies auch auf Algenrasen zutrifft. So trennt bei dem von uns untersuchten Ufersaumriff ein etwa 8 m breiter Alcyonarienstreifen die Steinkorallenkolonien und *Millepora*-Bestände der Riffkante von den massig wachsenden Korallenarten der Mikroatollzone. Doch stellt das Vorhandensein einer derart deutlich abgegrenzten Weichkorallenzone im vorliegenden Fall zweifellos eine lokale Besonderheit dar, wie sie sonst nur selten auftritt. Daher wird vorgeschlagen, ohne Rücksicht auf das eventuelle Auftreten von zwischengeschalteten Weichkorallenzonen, also auch hier, unter „lebendem Riffdach“ den ganzen überwiegend mit lebenden Korallen und Kalkalgen besiedelten Bereich zu verstehen.

(e) Dementsprechend wird als „tot“ der Riffbereich angesehen, in dem kein nennenswertes Korallenwachstum und kein genügender Ausgleich von Erosionsschäden mehr stattfinden. Hier eben Abrasion und Sedimentation das Riffdach mehr und mehr ein, bis schließlich eine einförmige Abrasionsfläche mit kaum noch hervortretenden Strukturformen entstanden ist. Ungeachtet dessen kann aber auch im toten Bereich eine Verfestigung des Riffkalkes durch Zementierung und Aragonit-Ausfällung erfolgen.

(f) Besondere Beachtung verdient auch der Einfluß der Wasserbewegung auf die Sedimentationsrate in den einzelnen Riffregionen: Die Intensität des Wasseraustausches ist verantwortlich für Menge und Abtransport der vor allem im Brandungsbereich produzierten Schuttmassen. Größere Korallenbruchstücke sinken normalerweise auf die Schutthalde am Fuß des Riffhanges, kleinere und kleinste werden dagegen von den Brandungsrestwellen uferwärts verfrachtet und dabei nach ihrer Größe sortiert abgelagert. Daher ist das Maschenwerk der Korallenstrukturen nahe der Riffkante, von groben Bruchstücken abgesehen, meist frei von Sedimenten, während es mit zunehmender Entfernung zu dieser immer mehr aufgefüllt wird und schließlich einen dichten, sich mehr und mehr verfestigenden Korallenfels bildet.

(g) Die vorstehend diskutierten Funktionen der Wasserbewegung wurden in erster Linie als Änderungen der Arten- und Individuenbestände, der Wuchsintensität, Reparationsfähigkeit und Sedimentationsrate erkannt. Ihre Auswirkungen zeigen sich in der prinzipiellen Unterscheidung überwiegend lebender von überwiegend toten Riffbereichen, im einzelnen aber in einer Reihung unterschiedlicher Strukturzonen. Als Abrasionszone mit oder ohne Seegras- bzw. Algenbewuchs, als Krater- oder Horstzone, als Mikroatollzone, Weichkorallenzone oder Zweigkorallenzone bieten sie, entsprechend ihrer Strukturierung, viele unterschiedlich geformte Kleinlandschaften als genau abgegrenzte Lebensräume für ganz spezifische Biozönosen. Da aus deren Artenbestand jeweils bestimmte Leitformen hervortreten, die eine biophysigraphische Zone charakterisieren, ist letztlich mit dem Wechsel der Strukturzonen auch ein solcher der biophysigraphischen Zonen verbunden. Insgesamt begünstigt die Kombination aller Funktionen je nach Überwiegen der auf- oder abbauenden

Wirkungen Wachstum oder Alterung des Riffes, dessen hypothetischer Entwicklungszyklus nunmehr analysiert werden soll (Abb. 12).

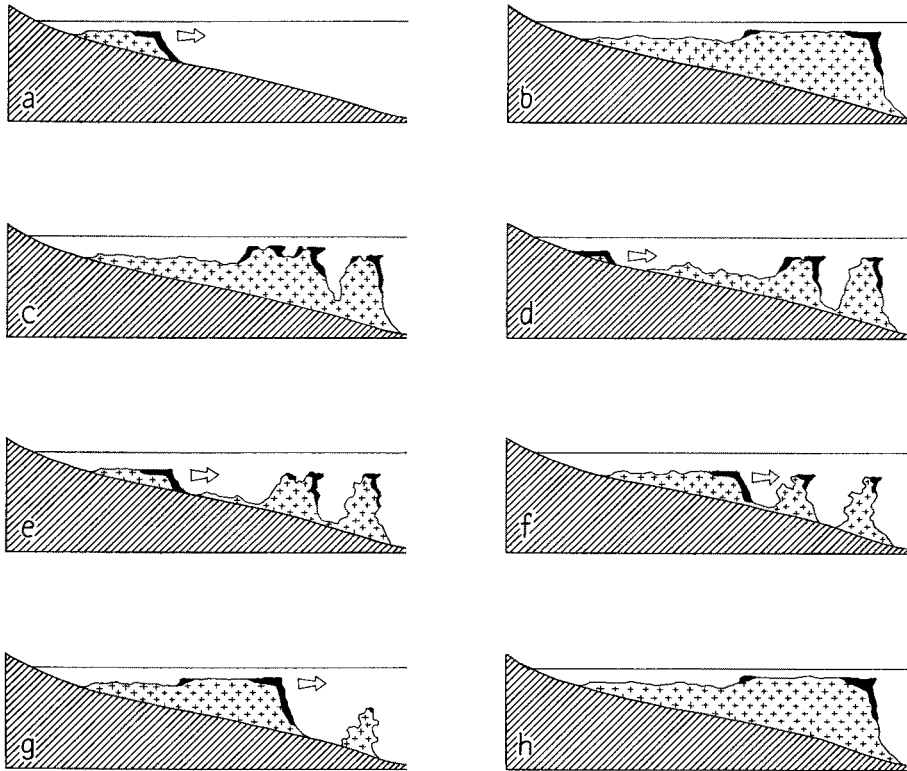


Abb. 12: Hypothetische Darstellung der Entwicklungsstadien der untersuchten Riffabschnitte bei Annahme eines gleichhoch bleibenden Meeresspiegels: (a) junges Ufersaumriff wächst gegen das offene Meer zu; (b) Umwandlung des zum Stillstand gekommenen Ufersaumriffes in ein Lagunensaumriff mit Rückriff; (c) alterndes Lagunensaumriff, dessen Riffkronen in einzelne Pfeiler zerlegt wird – dieses Stadium entspricht dem 2. Untersuchungsabschnitt; (d) weitgehend abgetragenes Lagunensaumriff mit vorgelagerten Einzelpfeilern, am wieder brandungsexponierten Ufer entsteht ein erster Riffsaum; (e) seewärts vorwachsendes, junges Ufersaumriff mit den weit vorgelagerten Restpfeilern aus der vorherigen „Riffgeneration“; (f) Ufersaumriff mit den bereits stark erodierten Einzelpfeilern im Bereich des Vorriffes – dieses Stadium entspricht dem 1. Untersuchungsabschnitt; (g) am gegen das offene Meer wachsenden Riff wird uferseitig eine Rifflagune erodiert und ein Rückriff gebildet; die alten Pfeilerreste werden völlig abgebaut; (h) Lagunensaumriff wie unter b)

Hypothetischer Entwicklungszyklus eines Riffes

Wie bereits ausgeführt, kennzeichnet das „lebende“ Riff den Wirkungsraum der das Korallenwachstum fördernden ökologischen Faktoren, vor allem den einer optimalen Wasserbewegung, wie sie am ehesten im Bereich der Riffkante gegeben ist. Daher

ist hier das Riffwachstum auch am stärksten, d. h. das Riff wächst in erster Linie nur in dieser Region und bildet dabei oft weit vorspringende „wächtenartige“ Überhänge, die gelegentlich schon bei mäßigem Brandungsdruck unter ihrem eigenen Gewicht abbrechen und auf die Hangbasis fallen. Dort werden sie teils eingesandet, teils wachsen ihre lebenden Korallenstöcke weiter und bilden eine zweite, untere Zone der oben dominierenden Arten. Auf jeden Fall stellen diese herabgebrochenen Teile der Riffkante, zusammen mit den am Riffhang siedelnden Korallen und angelagerten Sedimenten, das Unterlagematerial für das weiter seawärts vorrückende lebende Riff.

Die frischen Bruchflächen der Riffkante werden meist bald wieder besiedelt. Oft aber wächst nun infolge der geringfügig veränderten Wasserbewegungsverhältnisse ein Nachbarabschnitt rascher seawärts vor und bildet seinerseits einen Überhang, bis auch dieser wieder nach unten auf die Hangbasis stürzt. Es versteht sich, daß mit diesem steten Wechsel von Zuwachs und Abbruch der Riffkante und des dicht darunter liegenden oberen Riffhanges auch entsprechende Veränderungen in der Zusammensetzung ihrer Lebensgemeinschaften verbunden sind: Nirgendwo im Riff wechseln Arten- und Individuenbestände so rasch wie hier. Mit fortschreitendem Vorrücken der Riffkante gegen das Meer gelangt aber jede ursprünglich im Einflußbereich der Riffbrandung gelegene Zone zunehmend in größere Distanz zu dieser und wird von deren optimalen Lebensbedingungen mehr und mehr abgeschnitten. Im gleichen Maße, wie nun das Korallenwachstum abnimmt, steigt auch der Befall bohrender Muscheln und Schwämme in den von keiner lebenden Schicht mehr geschützten Korallenskeletten. Bioerosion und Wasserabrasion ebnen die Korallenbauten wieder ein; nach Größe und Gewicht fraktioniert abgelagerte Sedimente erfüllen ihre Lückenräume und werden von Kalkalgen, Bryozoen u. a. miteinander verbacken.

Solange die Riffkante gegen das offene Meer hin wächst, verschieben sich auch die Grenzen der lebenden Zonen ständig weiter seawärts, ohne daß diese Zonen selbst wesentlich breiter werden. Das bedeutet aber, daß der überwiegend tote Bereich dahinter, vor allem die Abrasionsfläche, immer ausgedehnter wird. Zugleich muß der lebende Riffbereich so viel Schutt produzieren, daß er als Fundament für die seawärts vorrückende Riffplattform ausreicht. Bei gleichbleibendem Wasseraustausch und horizontal verlaufendem Meeresboden könnte sich also das Riffwachstum – hypothetisch – so lange fortsetzen, wie die Relation zwischen Wuchsintensität der riffbildenden Organismen, Schuttanfall und Höhe des Riffhanges unverändert bleibt. Da der Meeresboden jedoch normalerweise nach außen hin abfällt und der Riffhang dabei immer höher werden muß, wird der lebende Riffbereich immer weniger in der Lage sein, das für das Fundament benötigte Sediment zu liefern. Damit wird auch der Zuwachs des horizontalen Riffwachstums immer kleiner werden, bis eines Tages der Bedarf an Unterlagematerial die Neuproduktion an Riffmasse übersteigt. Das Riffwachstum kommt zum Stillstand, das Riff hat seine größte Ausdehnung erreicht und unterliegt nunmehr einem Alterungsprozeß, der an charakteristischen Strukturänderungen zu erkennen ist.

Während Riffkante und oberer Riffhang, weiterhin im Wirkungsbereich optimalen Wasseraustausches gelegen, ein unverändert üppiges Wachstum zeigen und sich daher als Überhang jeweils bis zur Grenze seiner Stabilität vorbauen, bleibt der untere Riffhang im Wachstum zurück. Es kommt also zu einer Übersteilung des

Riffhanges, die um so stärker wird, je tiefer dieser hinabgreift. Wenn das Riffwachstum zum Stillstand gekommen ist, wirken außerdem Brandungs- und Rücklauf-erosion stets auf die gleichen Stellen der Riffoberfläche ein. Die dadurch verursachten Schäden werden zwar im Bereich der lebenden Riffkante immer wieder ausgeglichen, im überwiegend toten Riffdach dahinter kann sich die Erosionstätigkeit jedoch voll auswirken (Abb. 12b–f).

Anfänglich kleine Erosionsrinnen vertiefen und erweitern sich immer mehr. Ihre dadurch erhöhte Wasserführung bringt wiederum eine verstärkte Erosionswirkung mit sich. Es kommt, rückwärts immer tiefer einschneidend, zur allmählichen Zerlegung der Riffplattform durch ein kompliziertes Entwässerungssystem mit canyonartigen Kanälen und tunnelartigen Höhlungen. Sie gliedern das ursprünglich kompakte Riffdach in eine vielgestaltige Unterwasserlandschaft (Abb. 12c–f) mit noch stehen gebliebenen „Tafelbergen“, Graten und Pfeilern, von der die Abbildung 10 einen guten Begriff vermittelt. Zur gleichen Zeit ist der erosionsbedingte Abbau des ufernahen ältesten Teiles des Riffdaches, der praktisch überhaupt kein Korallenwachstum mehr aufweist, am weitesten fortgeschritten (Abb. 12d). Dieser Bereich erscheint nun als einheitliche Vertiefung, als Rifflagune (Abb. 12b–d, h). An ihrer Grenzkante zur noch stehenden Riffplattform erzeugen die darüber hinweglaufenden Brandungsrestwellen Turbulenzen als Voraussetzung für ein erneut einsetzendes Korallenwachstum, das sich hier als Rückriff manifestiert (Abb. 12b, g und h). Zwischen seinen massigen Korallenbauten schneiden auch von der Lagune her Rücklaufgraben in die Riffplattform ein und tragen zu ihrer weiteren Zerlegung bei. Schließlich bleiben vom ehemaligen Riffdach nur noch einzelne Restpfeiler bestehen (Abb. 12c–g). In diesem Alterungs- bzw. Abbaustadium kann die Wasserbewegung fast schon wieder ungehindert bis in Ufernähe wirken und das Vorbauen eines neuen jungen Saumriffes von der Küste her begünstigen (Abb. 12e–g). Aufbau und Abbau, Wachstum und Alterung der Rifflandschaft können sich also in stetem Wechsel so lange ablösen, wie auch die geologischen Verhältnisse unverändert bleiben und sich vor allem der das Riff unterlagernde Meeresboden in Ruhe befindet.

Geologisch bedingte Einflüsse auf den Riffentwicklungszyklus

Dagegen müssen sich Hebungen und Senkungen des unterlagernden Meeresbodens nach DARWINS Theorie (1842) oder eiszeitlich verursachte eustatische Schwankungen des Meeresspiegels nach DALYS Theorie (1915) auf das weitere Schicksal des Saumriffes auswirken (vgl. auch EINSELE et al. 1967):

Beim Heben des Untergrundes oder Absenken des Meeresspiegels, also bei einer Meeresregression, wird ein zum Stillstand gekommenes Riff erneut gegen die offene See vorwachsen. Seine Abrasionsfläche wird sich in dieser Richtung weiter ausdehnen und landwärts in einer Hohlkehle enden. Bei anhaltender Regression werden gelegentlich mehrere Abrasionsterrassen als stufenförmig angeordnete, herausgehobene fossile oder subfossile Korallenplateaus mit Brandungskehlen weit entfernt vom rezenten Saumriff gefunden: Derartige Formationen wurden im Karibischen Raum von Kuba (TABER 1934), Hispaniola und Curacao (WEYL 1941, 1965) sowie

Jamaika (ZANS 1958) beschrieben. Auch vom Roten Meer sind zahlreiche Küstenstriche mit herausgehobenen pleistozänen Korallenriffen bekannt, so bei Eilat (FRIEDMAN 1966, 1968), Sharm esh Sheikh (WALTHER 1888), Ghardaqa (CROSSLAND 1938), Koseir (KLUNZINGER 1872), Suakin und Sharm Bihar (CROSSLAND 1907, MERGNER 1967, 1971) sowie im Gebiet des Farsan-Archipels (NESTEROFF 1954, GUILCHER & BERTHOIS 1955) und speziell der Sarso-Inseln (KLAUSEWITZ 1967, SCHÄFER 1967). Weitere Literaturhinweise finden sich in der Zusammenstellung von STODDART (1969).

Beim Absinken des unterlagernden Bodens oder Ansteigen des Meeresspiegels, also bei einer Meerestransgression, kann nur der lebende Bereich entlang der Riffkante mit dem steigenden Wasserspiegel hochwachsen und die Riffkrone bzw. das Außenriff bilden. Die überwiegend tote Abrasionsfläche dahinter wird dagegen als sich ständig landeinwärts verbreiternde Lagune versinken: Es entsteht dabei ein Lagunensaumriff oder bei größerer Ausdehnung der Lagune ein Barriereriff. Ersteres wurde ebenfalls von vielen Riffregionen beschrieben, so etwa im Roten Meer zwischen Port Sudan und Mersa Wi Ai (MERGNER 1967) oder von Ceylon bei Hikkaduwa (MERGNER & SCHEER 1974).

Rifflagunen, ob sie nun als Ergebnis erodierender Wasserbewegung bei einem zum Stillstand gekommenen Riffwachstum oder als Folge einer Transgression entstanden sind, weisen häufig auf einen Abbau eines bereits alten Riffdaches hin. Gelegentlich, vor allem im ersten Fall, ragen aus dem Sediment derartiger Rifflagunen scharfkantig erodierte Korallenfelsflächen hervor, die offensichtlich als Reste des ehemaligen Riffdaches anzusprechen sind (vgl. auch p. 337 f.). Sie zeigen, daß die betreffende Lagune anscheinend im Bereich dieser nunmehr zerstörten Riffregion gelegen ist. Gesicherte Befunde lassen sich jedoch in jedem einzelnen Fall nur durch geochemische Analysen erbringen.

Schließlich kann ein Wechsel von Re- und Transgressionen zu recht komplizierten Kombinationen übereinandergeschichteter fossiler und rezenter Riffbauten führen (EINSELE et al. 1967), oder zu dicht nebeneinanderliegenden unterschiedlichen Saumriffformen, wie sie MERGNER & SCHEER (1974) bei Hikkaduwa/Ceylon feststellten. Daher sollte jeder Riffbau als Ergebnis des Zusammenwirkens geologischer Kräfte, topographischer Gegebenheiten und vielfach kombinierter ökologischer Faktoren angesehen werden.

Nach der Diskussion allgemeiner Feststellungen zur Riffgenese und Riffalterung müssen nunmehr die speziellen Verhältnisse beider Untersuchungsabschnitte in die Erörterung miteinbezogen werden.

Entwicklungszustand der untersuchten Riffabschnitte

Dazu sollen das Lagunensaumriff und das Ufersaumriff mit seinen vorgelagerten Korallenfelspfeilern vor dem Hintergrund des oben skizzierten hypothetischen Entwicklungszyklus eines Riffes betrachtet werden (Abb. 12, 13), ohne hierbei jedoch geologisch bedingte Niveauänderungen des Meeresspiegels in Anspruch zu nehmen. Nicht nur aus diesem Grund bereitet der Versuch, die untersuchten Riffabschnitte bestimmten Entwicklungsstadien zuzuordnen, unterschiedlich große Schwierigkeiten.

Verhältnismäßig problemlos erscheint die Einschätzung des *Lagunensauriffes* als Stadium eines „alternden“, nicht mehr wachsenden Riffes, dessen ehemals zusammenhängende Riffplattform durch Erosionskanäle zunehmend zerlegt wird. Auf den fortgeschrittenen Alterungsprozeß weisen auch die übersteilten Riffhänge mit ihrer stellenweise schwachen Korallenbesiedlung und geringen Schuttproduktion, die Vielzahl unterschiedlich tief ausgewaschener Abflußrinnen und das Vorhandensein einer Rifflagune mit zahlreichen Korallenhorsten als Resten des ehemaligen Riffdaches hin. Daß der Erosionszustand des Lagunensauriffes nicht auf kurzfristig eingetretene Sturmschäden zurückzuführen ist, ergibt sich auch aus den Zonierungsverhältnissen innerhalb der Lagune und der lückenlosen Fortsetzung der biophysiographischen Zonen des Riffhanges in das Kanalsystem.

Auch die dem Ufersauriff vorgelagerten *Außen- und Mittelpfeiler* können als letzte Reste eines alten, nunmehr fast völlig zerstörten Riffdaches interpretiert werden und nicht als isoliert hochgewachsene Einzelkolonien wie etwa die beiden Riffhängen vorgelagerten, ausgedehnten *Porites*-Bauten. Dafür sprechen folgende Argumente: Die übersteilten Seitenwände gleichen denen eines alternden Riffhanges und ihre Besiedlung durch lebende Korallen ist, vor allem am Außenpfeiler, meist schwach und lückenhaft. Hier freilich deutet ein hochgetürmter Schuttmantel aus groben, scharfkantigen Korallenfelstrümmern mit frischen Bruchflächen auf eine erst vor kurzem erfolgte Sprengung. Schließlich stimmt auch die Entfernung der Pfeiler zum Ufer recht gut mit der Ausdehnung des Lagunensauriffes überein.

Eine Zugehörigkeit der Pfeiler zur Riffplattform, der sie jetzt weit vorgelagert sind, ist also durchaus möglich und ließe sich am sichersten durch eine Untersuchung des Bodengrundes zwischen Pfeiler und jetzigem Riffhang, im Bereich des oberen Vorriffes, nachweisen: In diesem Fall müßte nämlich seine Sandfläche von entsprechend altem Korallenfels unterlagert sein. Wären dagegen die Pfeiler als isoliert gegen die Wasseroberfläche hochgewachsene Kolonien entstanden, dann bliebe die Frage, warum nicht weitere derartige Kolonien in der Umgebung zu finden sind.

Bemerkenswerterweise kommen ähnliche vorgelagerte Pfeiler auch auf der Sinai-Seite des Golfes vor: Als sog. „knolls“, unter ihnen der bekannte „Moses Rock“, erheben sie sich in 40 bis 50 m Entfernung zum Riffhang des schmalen Lagunensauriffes und der Fleckenriffe, welche die Küstenlinie nördlich des Marine Biological Laboratory Eilat säumen (MERGNER 1971). Ihre Entfernung zur Kante des rezenten Riffdaches, ihre Erhebung bis nahe unter den Wasserspiegel, ihre Korallenfelsstruktur, ihre Besiedlung und die Menge des produzierten Schuttes sind mit den entsprechenden Verhältnissen an den von uns untersuchten Pfeilern des Ufersauriffes vergleichbar. Es ist daher zu vermuten, daß die „knolls“ der Eilat-Riffe ebenfalls Reste eines ehemals ausgedehnteren alten Riffdaches darstellen.

Schwieriger gestaltet sich die Frage nach dem derzeitigen *Entwicklungsstand des Ufersauriffes*: Wenn nämlich die vorgelagerten Pfeiler Teile eines sehr viel umfangreicheren, alten Riffdaches sind, könnte auch das Ufersauriff in seiner jetzigen Ausdehnung nur noch ein Rest dieses einst größeren Riffdaches sein. Auf eine solche Möglichkeit deuten der hohe Anteil an Weichkorallen beiderseits der Riffkante und die Tatsache, daß der Riffhang und seine raschwüchsigen Zweigkorallen von einer mächtigen Kolonie der langsam wachsenden *Platygyra lamellina* seewärts

übertagt werden (vgl. p. 280 und Abb. 5a). Danach befände sich also das Riff in einer Regressionsphase, zumindest aber wäre sein Wachstum zum Stillstand gekommen. Dagegen sprechen freilich einige Beobachtungen: Der Riffhang ist nicht übersteilt wie der des Lagunensaumriffes und viel üppiger besiedelt. Sein Grottsystem ist wohl ausgebildet und noch nicht verengt und sedimenterfüllt wie bei diesem. Zudem gibt es keine Anzeichen für das Vorhandensein einer erosionsbedingten Rifflagune, und die Oberflächenstruktur des derzeitigen Riffdaches entspricht den Erwartungen, die an den Zustand eines noch wachsenden Riffes gestellt werden können: Der überwiegend lebende Riffbereich hinter der Riffkante geht uferwärts allmählich in einen überwiegend toten Bereich über. Entsprechende Strukturänderungen der Oberfläche lassen auf eine normale Abrasionstätigkeit der Wasserbewegung schließen, zeigen aber noch keine alterungsbedingte, tiefgreifende Erosionswirkung. Letztlich aber wären Bohrungen und C^{14} -Datierungen eine Voraussetzung für die Klärung dieser Fragen.

Vergleich der Aqaba-Riffe mit anderen Riffregionen

Die vorangegangene Diskussion hat die maßgebliche Bedeutung des Wasseraustausches für den Entwicklungszustand eines Riffes, für seine Artenverteilung und für die Anordnung seiner strukturellen und biophysographischen Zonen erwiesen. Bei einem Vergleich verschiedener Riffregionen wird also der Einfluß der Wasserbewegung besonders beachtet werden müssen.

Bevor die Verfasser das Riffgebiet südlich von Aqaba kennenlernten, hatten beide Gelegenheit, die Riffe der gegenüberliegenden Sinaiküste zu studieren (MERGNER 1971, SCHUHMACHER 1973 a-c, 1974 b). Daher bietet sich ein kurzer Vergleich beider Riffgebiete im Bereich des nördlichen Golfes von Aqaba an. Ferner hat MERGNER (1967, 1971) riffökologische Probleme auch im mittleren Roten Meer, im Karibischen Meer (1972) und, zusammen mit SCHEER, in Südindien und Ceylon (1974) bearbeitet. Schließlich hat SCHUHMACHER (1974 b) bestimmte faunistisch-ökologische Vergleiche zwischen Besiedlungsfolgen an Riffen des nördlichen Roten Meeres und des Großen Barriereriffes (vor allem bei Heron Island) angestellt. Insgesamt ergeben sich also gute Möglichkeiten zum Vergleich wesentlicher Charakteristika von ausgewählten Riffabschnitten weit verstreuter Untersuchungsgebiete mit denen der Aqaba-Region.

Vergleich der Riffe bei Aqaba mit denen bei Eilat

Dem jordanischen Küstenabschnitt von etwa 22 km Länge entspricht an der Sinaiküste eine Strecke zwischen Eilat und dem sog. Fjord. Soweit sich aus einem Vergleich dieser beiden Küstenabschnitte vorläufige Schlüsse ziehen lassen, betrifft deren wichtigster den Entwicklungszustand der Riffe zu beiden Seiten des Golfes: Entlang der Ostküste sind sie fast durchgehend breiter als an der Westküste, wo sie ihre weiteste Ausdehnung bis höchstens 60 m im Naturschutzgebiet nördlich des Marine Biological Laboratory von Eilat erreichen. Sonst begleitet meist ein nur wenige Meter breiter, oft fleckenartiger Riffsaum die Küste oder fehlt auch auf größeren Strecken gänzlich. Im

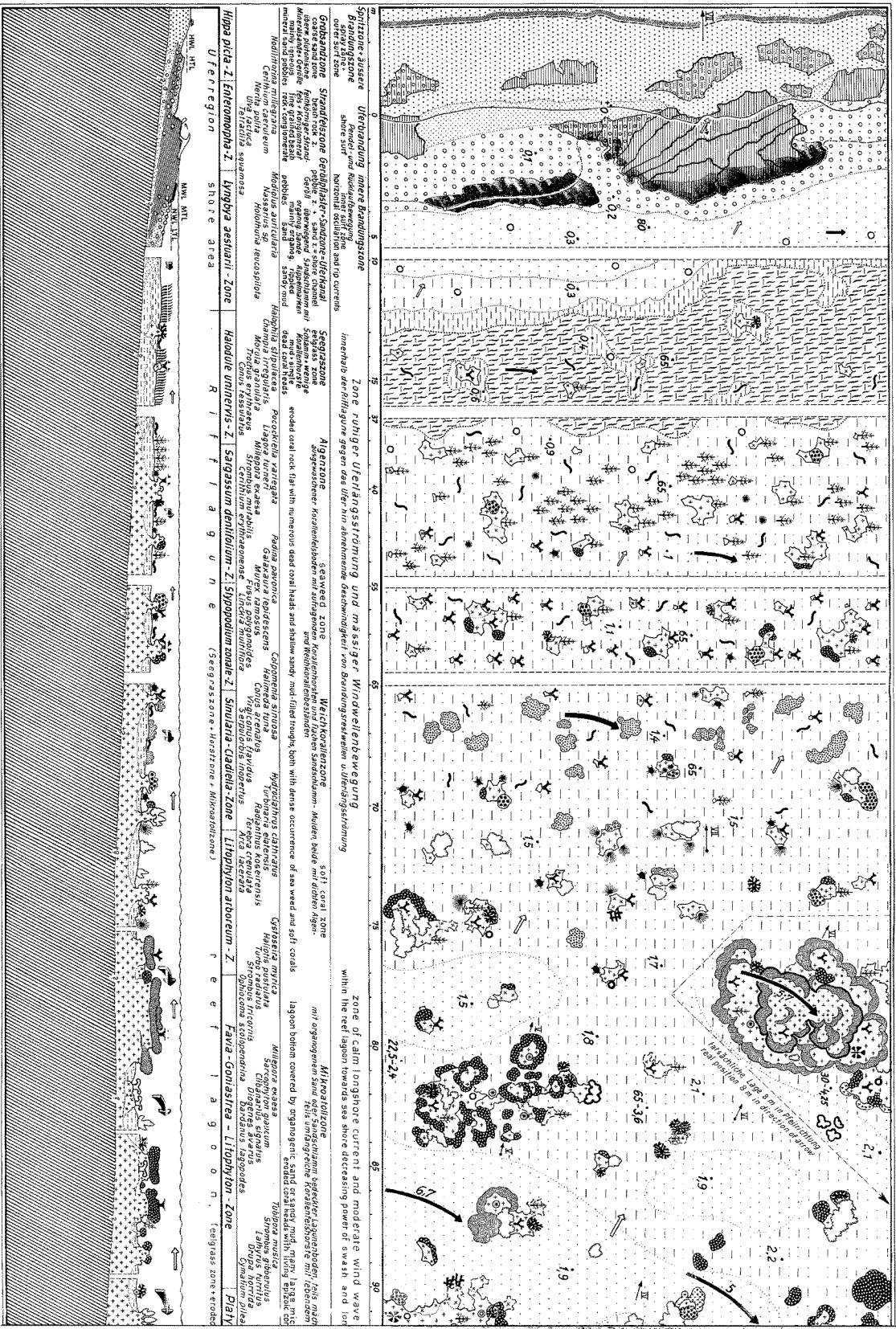


Abb. 11: Aufsichtskarte und Profil des Untersuchungsmodells „Lagunensamtiff“. Uferkanal und Rifflinie durch Wellen der Abschnitte zwischen den Metern 5-10, 16-37, 44-55 und 58-65 verkürzt. Wichtigste Angaben zur Auswirkung der abtönsten Faktoren, Zonierung und Besiedlung auf den Bestirftungsstufen zwischen Aufsicht und Profil. Von oben nach unten: Zonen und Verlauf der Wasserddeckung, Strukturzonen und Verteilung des Substrates, wichtige Elemente der Begleitflora und -fauna außer den Symbolen bezeichnen Arten, biophysyographische Zonen. Symbole der Zeichenerklärung jeweils links in Aufsicht, rechts im Profil

Uferwand, meere Bedeckungszone
 Zone ruhiger Uferlangströmung und mäßiger Windwellenbewegung
 Zone of calm longshore current and moderate wind wave movement
 Uferregion
 Shore area
 R i f f l a g u n e

(5 Meeressonne - Horstzone + Mikroschilzone)

Gegensatz hierzu fehlen Riffe auf der jordanischen Seite nur in kleinen Buchten von zusammen 2–2,5 km Länge, ansonsten begleiten sie die Küste als fleckenartig zusammengesetzte Saumriffe, als Ufersaumriffe oder Lagunensaumriffe mit einer Mindestbreite von annähernd 20 m. Im Untersuchungsgebiet wie auch an einzelnen anderen Abschnitten erreichen sie sogar 140 m Breite ohne Einbeziehung des Vorriffes. Ähnlich mächtige Riffe finden sich an der Sinaiküste erst wesentlich südlicher entlang vorspringender Landzungen wie etwa bei Ras el Burka oder Dahab.

Die bedeutendere Ausdehnung der Riffe entlang der Ostseite des Golfes hat ihre Ursache in der größeren Wuchsintensität und im höheren Bedeckungsgrad der Korallengemeinschaften, die wiederum beide vom ausgiebigeren Wasseraustausch abhängen. Für diesen aber sind vor allem die stark vorherrschenden Nordwinde verantwortlich. Sie treiben bei einer Erstreckung des Golfes von Nordnordost nach Südsüdwest die Windwellen vorwiegend gegen das Ostufer und verursachen dort eine kräftigere Brandung als entlang der Westseite. Wegen der Kürze der Anlaufstrecken über der freien Wasserfläche ist aber die Windwirkung – und damit die Brandung – auf keiner Seite besonders heftig oder gar zerstörend wie bei den seltenen Südstürmen.

Den entscheidenden Unterschied in der Intensität der Wasserbewegung auf beiden Golfseiten zeigt schon die Anordnung der *Millepora dichotoma*-Kolonien zum Verlauf der jeweiligen Riffkante: Auf der Aqaba-Seite stehen ihre Fächer meistens parallel zu dieser, mit ihren Breitseiten also gegen die Brandung gerichtet. Auf der Eilat-Seite sind sie dagegen überwiegend quer zur Riffkante und mit ihrer Breitseite gegen die Riff längsströmung angeordnet (vgl. MERGNER 1971). Das deutet darauf hin, daß an der Ostseite das Gesamtvolumen des Wasseraustausches der Brandungsbewegung größer ist als das der Riff längsströmung, während dies an der Westseite genau umgekehrt ist.

Falls sich auch die vorläufig noch auf Einzelbeobachtungen gestützte Hypothese vom Strömungsverlauf im Golf von Aqaba (vgl. p. 250 f. und Abb. 2) bewahrheiten sollte, würde dies besagen, daß entlang der Ostküste warmes Oberflächenwasser von Süden nach Norden verfrachtet wird, an der Westküste dagegen vornehmlich aufwallendes Tiefenwasser nach Süden. Auch dieser vielleicht nur geringfügige Temperaturunterschied würde, im langjährigen Mittel betrachtet, das Riffwachstum entlang der Ostküste begünstigen.

Vergleich der Riffe bei Aqaba mit ausgewählten Beispielen aus anderen Riffregionen

Ein Vergleich der Riffe bei Aqaba mit ausgewählten Beispielen aus anderen Riffregionen kann zu einer annähernd richtigen Einpassung des eigenen Untersuchungsgebietes in das weltweite Riffsystem dienen. Doch sollte er sich, um nicht in zu viele Teilaspekte auszufern, nur auf einige wesentliche Fragenkomplexe beschränken: Als solche werden neben einer Zusammenstellung der Gattungs- und Artenzahlen der Scleractinia, für die freilich nicht aus allen betrachteten Riffgebieten Angaben, besonders jüngeren Datums, vorliegen, unbedingt Abschätzungen des Riffzustandes und eine Gegenüberstellung der vergleichbaren biophysiographischen Zonen gesehen. Daß die Beurteilung des Riffzustandes nur in den wenigsten Beispielen auf Meßdaten beruht und meist auf subjektiven, zueinander in Beziehung gesetzten Schätzwerten, mindert

Tabelle 20

Vergleich der Aqaba-Riffe mit ausgewählten

Riffregion Lokalität	Golf von Aqaba		mittleres Rotes Meer	
	Aqaba	Eilat	Port Sudan	Djidda
Referenzen	1. MERGNER & SCHUHMACHER (1974)	1. LOYA & SLOBODKIN (1971) 2. MERGNER (1971) 3. SCHUHMACHER*	1. SCHEER* (1967) 2. MERGNER (1967) 3. ROSEN (1971)	1. MERGNER (1967) 2. ROSEN (1971)
Korallenbestand				
Referenzen (vgl. obige Nummer)	1	1	3	2
Anzahl der Gattungen	32	40	53	50
Anzahl der Arten	66	97	keine Angaben	keine Angaben
	} teilweise überholt			
Riffzustand				
Referenzen (vgl. obige Nummer)	1	2, 3	2	1
Häufigkeit des Wasseraustausches	++	+	++	++
Bedeckung mit lebenden Korallen (%)**	40	30	70	80
Korallenfelsmächtigkeit	+++	++	++++	++++
Schuttanfall	++	++	++++	++++
Riffbreite ohne Vorriff in m	20-140	5-60	600-1300	400-800
Biophysigraphische Zonen mit den vergleichbaren vikariierenden Arten				
Referenzen (vgl. obige Nummer)	1	1, 2, 3	1, 2	1
oberes Vorriff	<i>Porites lutea</i>	<i>E. gemmacea</i>	<i>Platygyra lamellina</i>	
unterer Riffhang	<i>Acropora variabilis</i>		<i>Acropora pharaonis</i>	
oberer Riffhang	<i>Acropora variabilis</i>		<i>Acropora corymbosa</i>	
Riffkante	<i>Millepora dichotoma</i>		<i>Millepora dichotoma</i>	
vorderster lebender Riffdachbereich	<i>Litophyton</i> und <i>Sinularia</i>		verschiedene <i>Acropora</i> -Arten	
mittlerer lebender Riffdachbereich		massig wachsende Steinkorallen wie <i>Faviidae</i> und <i>Porites</i> , oft als		
Übergangsbereich zum toten Riffdach	<i>Stylophora pistillata</i>		<i>Stylophora</i> und <i>Pocillopora</i>	
A. = <i>Acropora</i> , D. = <i>Diploria</i> , E. = <i>Echinopora</i> , M. = <i>Montastrea</i>				
* = mündliche Mitteilung				
** genauer: Bedeckungsgrad des lebenden Riffbereiches mit Steinkorallen				
+ bis ++++ Abstufungen der Schätzwerte des Zustandes bei den miteinander verglichenen Riffen				

Beispielen anderer Riffregionen

Tabelle 20

Südindische Region		Südwestpazifik		Karibik
Mandapam	Hikkaduwa	Heron Island	Fiji, Funafuti	Jamaika
1. PILLAI (1971) 2. MERGNER & SCHEER (1974)	1. ORTMANN (1889) 2. MERGNER & SCHEER (1974)	1. WELLS (1955) 2. MERGNER* 3. SCHUHMACHER (1974b)	1. MERGNER*	1. GOREAU (1959) 2. GOREAU (1966) 3. MERGNER (1972)
1	1	1	keine Angaben	1, 2
33	47	35	keine Angaben	24 ?
117	107	keine Angaben	keine Angaben	61
2	2	2, 3	1	1, 3
++	+++	++++	++++	+++
30	60	80	70	50
++	++++	+++++	+++++	++++
+	++++	+++	+++++	++++
80-120	100-120	700-1200	300-1000	110
2	2	1, 2	1	1, 3
<i>Symphyllia recta</i>	?	massige Korallen und <i>Acropora</i>		<i>D. strigosa</i> und
<i>Acropora formosa</i>		<i>Acropora formosa</i>		<i>M. annularis</i>
<i>A. hyacinthus</i> und <i>A. surculosa</i>	<i>A. corymbosa</i>	<i>A. hyacinthus</i> und <i>A. corymbosa</i>		<i>A. cervicornis</i>
<i>Acropora</i> und		<i>A. hyacinthus</i> und <i>A. corymbosa</i>		<i>A. palmata</i>
<i>Montipora foliosa</i>				<i>A. palmata</i>
Oktokorallen	<i>Acropora, Favia</i>	krustenbildende Algen (<i>Porolithon</i>)		<i>Zoanthus sociatus</i>
Mikroatolle	<i>Favia, Pocillo-</i>	<i>Acropora cuneata</i> und <i>Porites</i>		<i>Diploria</i> und
<i>Porites</i>	<i>pora</i>	<i>lutea</i> , oft als Mikroatolle		<i>Montastrea</i>
	<i>Porites</i>	<i>Porites andrewsi</i> -Mikroatolle		<i>Siderastrea</i>

die Aussagekraft des Vergleiches, ist aber beim derzeitigen Stand der Rifforschung nicht zu vermeiden. Vergleichende Abschätzungen können aber dennoch zu brauchbaren Ergebnissen führen, wenn sie auf der Anschauung und Erfahrung jeweils desselben Untersuchers beruhen. Daher wurde beim Vergleich der Aqaba-Riffe in Tabelle 20 nur Referenzen aufgeführt, bei denen mindestens einer von uns beteiligt war.

Wie in der vorliegenden Untersuchung wiederholt hervorgehoben werden mußte, spielen Art und Häufigkeit des Wasseraustausches zweifellos die entscheidende Rolle. Sie beeinflussen den allgemeinen Riffzustand und dessen Teilaspekte wie Bedeckungsgrad des lebenden Riffbereiches durch Stein- und Hydrokorallen, Produktion von Hartstrukturen und Sedimenten und damit die von Korallenfels und Schutt. Ein Maß hierfür sind Riffbreite und die Mächtigkeit der Riffaufbauten, wobei sich letztere aus der Höhe des Riffhanges und Breite der Riffkrone ergibt.

Nach Tabelle 20 lassen sich zum Riffzustand folgende Aussagen machen: Die Riffe bei Aqaba sind in ihrer Mächtigkeit und Üppigkeit nicht mit denen der großen Riffgebiete des mittleren Roten Meeres, des Karibischen Meeres oder gar des Südwestpazifiks zu vergleichen. Sie zeigen aber wegen ihrer günstigeren Wasserbewegungsverhältnisse einen besseren Zustand als die Riffe bei Eilat. Die Riffe bei Mandapam sind dagegen vermutlich wegen ihrer hohen, durch den Monsun verursachten Trübstoffbelastung und der dadurch herabgesetzten Beleuchtungsstärke schwächer entwickelt (MERGNER & SCHEER 1974).

Gegenüber den Befunden über den Zustand der verglichenen Riffgebiete lassen sich die über die vergleichbaren biophysiographischen Zonen bzw. die vikariierenden Leitarten in vergleichbaren Strukturzonen als gesichert bezeichnen. Hier fallen vor allem die recht gut übereinstimmenden Verteilungsmuster bestimmter Korallenwuchsformen auf: So werden die Leitarten des Vorriffes durchweg von massig wachsenden Korallenarten repräsentiert, wie etwa *Porites*, *Platygyra*, *Symphyllia*, *Diploria* und *Montastrea*, die des unteren Riffhanges meist von geweihförmig wachsenden *Acropora*-Arten, wie *A. pharaonis*, *A. formosa* und *A. cervicornis*, und die des oberen Riffhanges von schirm- oder konsolenartig vorspringenden *Acropora*-Arten, wie *A. variabilis*, *A. corymbosa*, *A. hyacinthus*, *A. surculosa* und *A. palmata* (vgl. auch MERGNER & SCHEER 1974 sowie SCHUHMACHER 1974 b). Die gleichen Arten können – vor allem in Bereichen kräftiger Brandungsdrucke – auch die Riffkante bilden. Sonst aber finden sich hier häufig geweihförmige *Millepora*-Arten wie etwa *M. dichotoma* und *M. alcornis*. Das lebende Riffdach spiegelt in seiner Besiedlung die uferwärts abnehmende Häufigkeit des Wasseraustausches pro Volumeneinheit besonders deutlich wider: Bei starken Brandungsdrucke bilden hier meist krustenförmige Rotalgen wie *Porolithon* und *Lithothamnion*, gelegentlich mit flachausgebreiteten *Montipora*-Arten, den besonders für pazifische Riffe so charakteristischen Algenrücken; bei karibischen Riffen ist im gleichen Bereich das Vorherrschen von *Zoanthus* typisch. Als lokale Besonderheit können auch Weichkorallen oder andere Gruppen von Oktokorallen den vordersten Riffdachstreifen hinter der Riffkante überwuchern. In nahezu allen anderen Fällen finden sich aber auch hier verschiedene *Acropora*-Arten als charakteristische Besiedler. Weiter uferwärts werden alle diese genannten Arten aber immer mehr durch massig wachsende Steinkorallen ersetzt, wie Faviiden, *Porites*-Arten oder im Südwestpazifik die eigenartig gedrungene *Acropora cuneata*. Sie bildet

ebenso wie die Faviiden und *Porites* in dieser Zone meist auch Mikroatolle, eine sehr weit verbreitete Struktur des mittleren Riffdachbereiches. Den Übergang ins tote Riffdach leiten dann für gewöhnlich *Stylophora* und *Pocillopora* als relativ unempfindliche Arten ein, zu denen sich dann noch die letzten überlebenden Stöckchen von *Favia*, *Goniastrea* u. a. gesellen. Insgesamt bilden also massig wachsende Korallenarten die vom Wasser weniger intensiv bewegten Zonen des Riffes wie oberes Vorriff, den uferseitigen Bereich des lebenden Riffdaches und die Übergangszone zum toten Riffdach. Verzweigte Korallen und – bei schwächerer Brandung – auch verzweigte Hydrokorallen charakterisieren dagegen den Riffhang, die Riffkante und zum Teil auch den vordersten Bereich des lebenden Riffdaches, soweit dort nicht Kalkalgen oder Weichkorallen eine besondere Zone bilden. Diesen prinzipiellen Gemeinsamkeiten der biophysographischen Zonengestaltung entsprechen auch die Riffe unseres Untersuchungsgebietes südlich von Aqaba (Tab. 20).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Riffökologische Untersuchungen, von denen bisher nur wenige aus dem Roten Meer und insbesondere von der Sinaiküste des Golfes von Aqaba vorliegen, sollten an den bisher noch nicht wissenschaftlich bearbeiteten Riffen der Ostseite des Golfes ergänzt und erweitert werden. Dazu werden Angaben zur Paläogeographie, Geologie und Petrographie, Topographie, Klima und Hydrographie des Golfes von Aqaba und des näheren Untersuchungsgebietes (6 bzw. 6,75 km südlich von Aqaba) vorausgeschickt und die Methodik der Untersuchungen angegeben.
2. Da die Begriffe zur Beschreibung der Rifftopographie und -struktur in der Literatur nicht einheitlich gebraucht werden, werden Definitionen der hier benutzten und dabei zum Teil neu eingeführten Termini gegeben und an Hand eines Schemas erläutert.
3. Beide für die strukturelle und biophysographische Zonierung ausgewählten Riffe sind Saumriffe unterschiedlicher Ausgestaltung. Im ersten Untersuchungsmodell, einem Ufersaumriff, schließt die Riffplattform unmittelbar an den Strandfels der Uferregion an, im zweiten Modell, einem Lagunensaumriff, ist die Riffkrone durch eine breite Lagune vom Ufer getrennt.
4. Topographie, Hydrographie, Strukturen und Substrate sowie die auffälligsten Elemente von Fauna und Flora (über 200 Arten) des Ufersaumriffes werden beschrieben. Vom Ufer über Riffdach und Riffhang bis zum Vorriff lassen sich hinsichtlich der Wasserbewegungsformen und der von ihnen verursachten Oberflächenstrukturen einzelne Zonen mit charakteristischen Tier- und Pflanzengemeinschaften unterscheiden. Ihre Leitarten bestimmen wiederum die biophysographische Zonierung des Riffes. Im Uferbereich sind dies die *Hippa picta*-Zone, die *Enteromorpha*-Zone und die *Tetraclita*-Zone, während der flache Uferkanal durch eine *Padina-Colpomenia*-Zone gekennzeichnet ist. Auf dem ufernahen toten, weitgehend eingebneten Riffdach sind vor allem Seeigel aspektbestimmend für die folgenden Zonen: *Echinometra mathaei*-Zone, *Tripneustes gratilla*-Zone, *Tripneustes*-*Triadacna*-Zone und *Diadema-Sinularia*-Zone. Die letztgenannte Zone leitet zum vor-

dersten, nunmehr lebenden Riffdachabschnitt mit einer *Litophyton*-Zone über. Riffkante und Riffhang kennzeichnet eine *Millepora-Acropora-Platygyra*-Zone, während das obere Vorriff eine *Porites-Litophyton*-Zone und eine *Halophila stipulacea*-Zone umfaßt. Zwei aus dem oberen Vorriff bis zur Wasseroberfläche aufragende isolierte Pfeiler, die als Reste eines alten Riffdaches interpretiert werden, zeigen eine *Litophyton-Porites-Acropora*-Zone bzw. eine *Litophyton-Acropora*-Zone. Das anschließende mittlere Vorriff mit lockeren Korallengemeinschaften wird als *Xenia-Favia-Echinopora-Acropora scandens*-Zone bezeichnet. Alle genannten Befunde sind in einem Lageplan des Rifffes erfaßt und zusätzlich in einem maßstabgerechten Riffprofil dargestellt. Außerdem wurde die Häufigkeit der wichtigsten Tier- und Pflanzenarten in den einzelnen Zonen nach einer fünfteiligen Skala geschätzt und tabellarisch zusammengestellt.

5. Nach den gleichen Gesichtspunkten wurde die Zonierung des Lagunensaumriffes vorgenommen. Im Gegensatz zum Ufersaumriff ist hier jedoch zwischen der weiter vorgeschobenen Riffkrone und dem Ufer eine Rifflagune eingeschaltet. In Abhängigkeit vom Substrat, Kalkschlamm und -sand uferseitig sowie tote Korallenhorste oder ausgedehnte Mikroatolle seeseitig, beherbergt die Lagune vor allem Algen- und Weichkorallenzonen. Das Vorhandensein einer Rifflagune sowie eines Systems von Canyons, Tunnels und Siphonen, welches die Riffkrone zerlegt, deutet auf einen fortgeschrittenen Alterungsprozeß dieses Rifffes hin. An ihm fanden sich folgende biophysiographische Zonen zwischen Ufer und Vorriff: Den Uferbereich kennzeichnen eine *Hippa picta*-Zone und eine *Enteromorpha*-Zone, den Uferkanal eine *Lyngbya aestuarii*-Zone. In der Lagune folgen seewärts hintereinander eine *Halodule uninervis*-Zone, eine *Sargassum dentifolium*-Zone, eine *Stypopodium zonale*-Zone, eine *Sinularia-Cladiella*-Zone, eine *Litophyton arboreum*-Zone, eine *Favia-Goniastrea-Litophyton*-Zone und eine *Platygyra-Goniastrea-Litophyton*-Zone. Das Rückriff ist als *Platygyra-Favia-Porites*-Zone, die Riffplattform als *Lithothamnion-Fungia*-Zone zu bezeichnen, während das Kanalsystem eine *Acropora-Seriatopora*-Zone darstellt. Die Riffkante wird von einer *Millepora dichotoma*-Zone eingenommen, der Riffhang von einer *Acropora variabilis*-Zone. Im oberen Vorriff fand sich eine *Porites-Acropora variabilis*-Zone und im mittleren Vorriff eine *Xenia-Favia-Echinopora-Acropora scandens*-Zone. Auch die Zonenbildungen des Lagunensaumriffes einschließlich der sie bedingenden hydrographischen, topographischen und strukturellen Gegebenheiten wurden kartiert und die Häufigkeitsverteilung der wichtigsten Tier- und Pflanzenarten wiederum angegeben.
6. Bei einem Vergleich der einzelnen Zonen sowohl innerhalb jedes der beiden Untersuchungsmodelle als auch zwischen den beiden Rifffes konnten Präferenzen einzelner Arten mit dem Einfluß spezifischer abiotischer Gegebenheiten begründet werden.
7. Als maßgeblicher Faktor bei der Verteilung der Riffauna erwies sich neben der Licht-Schatten-Verteilung vor allem die Wasserbewegung: Mäßige Strömungswerte, zusammen mit geringen Temperaturschwankungen und noch ausreichenden Lichtwerten, sorgen für ein „ausgeglichenes ökologisches Klima“ im oberen und mittleren Vorriff und ermöglichen eine große Artenvielfalt in diesem Biotop. Dagegen

beschränken starke Brandungsdrucke und Rücklaufströme die Artenzahl an der Riffkante auf wenige, vor allem schnellwüchsige Formen wie *Millepora dichotoma*- und *Acropora*-Arten. Gelegentlich auftretende Niedrigebben führen auf dem Riffdach zum Entstehen von Mikroatoll-Wuchsformen massiger Korallenarten.

8. Der unterschiedliche Ausbildungsstand der beiden Riffabschnitte wird jeweils als charakteristisches Stadium in einem hypothetischen Entwicklungszyklus des Saumriffes gedeutet: Unter der Voraussetzung eines gleichbleibend hohen Meeresspiegels entwickelt sich zunächst aus einem schmalen Riffsaum ein Ufersaumriff mit gleichmäßig ausgebildetem Riffdach. Mit zunehmendem Vorrücken des lebenden Riffbereiches (nahe der Riffkante) gegen das offene Meer hin wird der rückwärtige Teil des Riffdaches allmählich abgetragen, und es entsteht eine Lagune. Der seewärtige Abschnitt des nunmehr gebildeten Lagunensaumriffes, die Riffkrone, wird durch Erosion allmählich in Einzelpfeiler zerlegt, wie dies im zweiten Untersuchungsmodell der Fall ist. Schließlich kann nach weitgehendem Abbau der Riffkrone unter dem Einfluß der erneut wirksamen Uferbrandung wieder ein junges Ufersaumriff entstehen. Als solches mit den gleichzeitig vorgelagerten älteren Restpfeilern der vorangegangenen „Riffgeneration“ wird der erste Untersuchungsabschnitt interpretiert. Meist jedoch wird ein solcher Riffentwicklungszyklus durch Meerestrans- und -regressionen modifiziert.
9. Bei einem Vergleich der Saumriffe entlang der jordanischen Ostküste des Golfes von Aqaba mit denen anderer Riffregionen läßt sich folgendes feststellen: Die Riffe bei Aqaba sind breiter, vielgestaltiger und insgesamt besser entwickelt als die auf der entsprechenden Höhe der Sinaiküste. Der Grund hierfür wird in der vergleichsweise stärkeren Exposition der Ostküste zu der vorherrschenden windunterworfenen Oberflächenströmung gesehen. Unter dieser kompensiert vermutlich eine warme nordwärts setzende Strömung die Wasserverfrachtung an der Oberfläche und auf der Westseite des Golfes nach Süden.
10. Zustand, Mächtigkeit sowie strukturelle und biophysigraphische Charakteristika der Riffe südlich von Aqaba werden mit denen des mittleren Roten Meeres, Südindiens, des Südwestpazifiks und Jamaikas verglichen. Dabei werden vor allem die vikariierenden Leitarten in vergleichbaren topographischen und strukturellen Zonen sowie die gut übereinstimmenden Verteilungsmuster bestimmter Wuchsformen von Stein- und Hydrokorallen innerhalb des Riffes berücksichtigt.

Danksagungen. Die Erfassung der zahlreichen ökologischen Daten sowie die umfangreichen faunistischen und floristischen Aufsammlungen in dem kurzen, uns zur Verfügung stehenden Zeitraum wären ohne den engagierten Einsatz der Herren stud. rer. nat. J. LAUMEN, U. PERN und W. R. SEE (alle Ruhr-Universität Bochum) nicht möglich gewesen; ihnen sei daher an erster Stelle ausdrücklich gedankt. Der Barakuda International Aquanautic Club stellte uns entgegenkommenderweise kostenlos Ausrüstungsgegenstände seiner Tauchbasis Aqaba zur Verfügung und schaffte damit eine wesentliche Voraussetzung zum Erfolg dieser Untersuchung. Dankbar sei auch das fördernde Interesse der Faculty of Science der Universität Amman/Jordanien vermerkt. Besonders Professor Dr. R. LUTFY unterstützte unsere Untersuchungen durch Bereitstellung von Geräten und Konservierungsmitteln sowie eines Fahrzeuges. Auch die kommunalen und militärischen Behörden von Aqaba stellten uns vorübergehend Transportmittel zur Verfügung. Die Bestimmung bzw. die Überprüfung unserer Determinationen des Belegmate-

rials übernahmen ganz oder teilweise: Dr. Y. LIPKIN (Algae und Potamogetonaceae); Dr. M. TURNAMAL (Porifera); Dr. G. PILLAI, Dr. G. SCHEER, Dr. M. WISMAN-BEST (Madreporaria); Dr. J. VERSEVELDT (Alcyonaria); Dr. M. GRASSHOFF (Gorgonaria); Dr. G. HARTMANN-SCHRÖDER (Polychaeta); Prof. L. B. HOLTHUIS, Dr. C. LEWINSOHN (Crustacea); H. MIENIS, Dr. V. SALVAT (Gastropoda); Dr. A. BARASH, Dr. H. B. STENZEL (Bivalvia); Prof. W. ADAM (Cephalopoda); A. CLARK (Crinoidea und Ophiuroidea); Dr. G. CHERBONNIER (Holothuroidea); Dr. C. MONNIOT (Tunicata). Allen Genannten sei hier nochmals herzlich gedankt. Die Bestimmung der Gesteinsproben wurde freundlicherweise von Dr. H. D. TROCHIM besorgt. Für anregende Diskussionen zur Riff-Nomenklatur danken wir Dr. G. SCHEER, Dr. J. H. SCHROEDER, Dr. F. H. TALBOT und Prof. H. ZANKL. Schließlich gilt unser herzlicher Dank Herrn F. THEISEN für außerordentliches Einfühlungsvermögen und große Sorgfalt bei der Ausführung der graphischen Arbeiten. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglichte in dankenswerter Weise diese Untersuchung.

ZITIERTER LITERATUR

- ABEL, E. F., 1960. Zur Kenntnis des Verhaltens und der Ökologie von Fischen an Korallenriffen bei Ghardaqa (Rotes Meer). *Z. Morph. Ökol. Tiere* **49**, 430–503.
- ANONYMUS, 1952. The 'Manihine' expedition to the Gulf of Aqaba. I. Foreword: Station list and collector's notes. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **1**, 153–158.
- BADR, A. M. & CROSSLAND, C., 1939. Reports on the preliminary expedition for the exploration of the Red Sea. Topography of the Red Sea floor. *Publs mar. biol. Stn Ghardaqa* **1**, 13–20.
- BAKUS, G. J., 1973. The biology and ecology of tropical holothurians. In: *Biology and geology of coral reefs*. Ed. by O. A. JONES & R. ENDEAN. Acad. Press, New York, **2**, 325–367.
- CATALA, R., 1950. Contribution à l'étude écologique des îlots coralliens du Pacifique sud. *Bull. biol. Fr. Belg.* **84**, 234–310.
- CLAUSADE, M., GRAVIER, N., PICARD, J., PICHON, M., ROMAN, M.-L., THOMASSIN, B., VASSEUR, P., VIVIEN, M. & WEYDERT, P., 1971. Morphologie des récifs coralliens de la région de Tuléar (Madagascar): éléments de terminologie récifale. *Téthys (Suppl.)* **2**, 1–74.
- CROSSLAND, C., 1907. The recent history of the coral reefs of the mid-west shores of the Red Sea. *J. Linn. Soc.* **31**, 14–29.
- 1938. The coral reefs at Ghardaqa, Red Sea. *Proc. zool. Soc. Lond. (A)* **108**, 513–523.
- 1939. Reports on the preliminary expedition for the exploration of the Red Sea. I. Narrative and list of stations. *Publs mar. biol. Stn Ghardaqa* **1**, 3–11.
- DALY, R. A., 1915. The glacial control theory of coral reefs. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* **51**, 155–251.
- DARWIN, C., 1842. The structure and distribution of coral reefs. Elder, London, 214 pp.
- DEACON, G. E. R., 1952. Preliminary hydrological report: The Manihine expedition to the Gulf of Aqaba 1948–1949. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* **1**, 159–162.
- DEFANT, A., 1926. Gezeiten und Gezeitenströmungen im Roten Meer. *Annln Hydrogr. Berl.* **54**, 185–194.
- DEN HARTOG, C., 1970. The sea-grasses of the world. *Verh. K. ned. Akad. Wet. (Afd. Natuurkunde, 2. sect.)* **59**, 1–275.
- EDMONDSON, C. H., 1928. The ecology of an Hawaiian coral reef. *Bull. Bernice P. Bishop Mus.* **45**, 3–64.
- EHRENBERG, C. G., 1834a. Beiträge zur physiologischen Kenntnis der Corallenthiere im allgemeinen, und besonders des rothen Meeres, nebst einem Versuche zur physiologischen Systematik derselben. *Abh. K. Akad. Wiss. Berl.* **1832**, 225–380.
- 1834b. Über die Natur und Bildung der Corallenbänke des rothen Meeres. *Abh. K. Akad. Wiss. Berl.* **1832**, 381–432.
- EINSELE, G., GENSER, H. & WERNER, F., 1967. Horizontal wachsende Riffplatten am Südausgang des Roten Meeres. *Senckenberg. leth.* **48**, 359–379.
- FISHELSON, L., 1970. Littoral fauna of the Red Sea: the population of non-scleractinian anthozoans of shallow waters of the Red Sea (Eilat). *Mar. Biol.* **6**, 106–116.

- 1971. Ecology and distribution of the benthic fauna in the shallow waters of the Red Sea. *Mar. Biol.* **10**, 113–133.
- 1973a. Ecological and biological phenomena influencing coral-species composition on the reef tables at Eilat (Gulf of Aqaba, Red Sea). *Mar. Biol.* **19**, 183–196.
- 1973b. Ecology of coral reefs in the Gulf of Aqaba (Red Sea) influenced by pollution. *Oecologia* **12**, 55–67.
- FREUND, R., 1965. A model of the structural development of Israel and adjacent areas since Upper Cretaceous times. *Geol. Mag.* **102**, 189–205.
- FRICKE, H. W., 1971. Fische als Feinde tropischer Seeigel. *Mar. Biol.* **9**, 328–338.
- FRIEDMAN, G. M., 1966. A fossil shoreline reef in the Gulf of Elat (Aqaba). *Israel J. Earth-Sci.* **14**, 86–90.
- 1968. Geology and geochemistry of reefs, carbonate sediments, and waters, Gulf of Aqaba (Eilat), Red Sea. *J. sedim. Petrol.* **38**, 895–919.
- GARFUNKEL, Z., 1970. The tectonics of the western margins of the southern Arava. Ph. D. Thesis, Jerusalem (Engl. abstract), 8 pp.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, I., 1829: Histoire naturelle des poissons de la Mer Rouge et de la Méditerranée. In: Description de l'Égypte. (Zool.: 4.) Ed.: C. L. F. PANCKOUCKE, Imp. Impériale, Paris, **24**, 339–400.
- GERLACH, S., 1967. Die Fauna des Küstengrundwassers am Strand der Insel Sarso (Rotes Meer). *Meteor-ForschErgebn. (D)* **2**, 7–18.
- GOHAR, H. A. F., 1954. The place of the Red Sea between the Indian Ocean and the Mediterranean. *Istanb. Univ. Fen Fak. Hidrobiol. (B)* **2**, 47–82.
- GOREAU, T. F., 1959. The ecology of Jamaican coral reefs. I. Species composition and zonation. *Ecology* **40**, 67–90.
- 1966. Progress report on coral reef studies in the Discovery Bay – Runaway Bay area on the north coast of Jamaica. *Univ. West Indies, Kingston*, 16 pp.
- GRASSLE, J. F., 1974. Polychaete species diversity of coral reef infauna. *Proc. int. Symp. Coral Reefs, Australia 1973* (in press).
- GREGORY, J. W., 1921. The rift valleys and geology of East Africa. Seeley, London, 479 pp.
- GUILCHER, A. & BERTHOIS, L., 1955. Les récifs coralliens du nord du Banc Farsan, Mer Rouge. *Anns Inst. océanogr., Monaco* **30**, 1–100.
- HANDBUCH für das Rote Meer und den Golf von Aden, 1965. Deutsches Hydrographisches Institut, Hamburg, **2034**.
- KLAUSEWITZ, W., 1964. Die Erforschung der Ichthyofauna des Roten Meeres. In: C. B. KLUNZINGER: Synopsis der Fische des Rothen Meeres (Nachdr.). Kramer, Weinheim, 36 pp.
- 1967. Die physiographische Zonierung der Saumriffe von Sarso. *Meteor-ForschErgebn. (D)* **2**, 44–68.
- KLUNZINGER, C. B., 1870–1871. Synopsis der Fische des Rothen Meeres 1. u. 2. Theil. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* **20**, 669–834; **21**, 441–688, 1353–1368.
- 1872. Zoologische Excursion auf ein Korallenriff des Rothen Meeres bei Kossér. *Ges. Erdk.* **7**, 20–56.
- 1877. Die Korallthiere des Rothen Meeres. 1. Theil: Die Alcyonarien und Malacodermen. Gutmann, Berlin, 98 pp.
- 1879a. Die Korallthiere des Rothen Meeres. 2. Theil: Die Steinkorallen. Erster Abschnitt: Die Madreporaceen und Oculinaceen. Gutmann, Berlin, 88 pp.
- 1879b. Die Korallthiere des Rothen Meeres. 3. Theil: Die Steinkorallen. Zweiter Abschnitt: Die Astraeaceen und Fungiaceen. Gutmann, Berlin, 100 pp.
- KREMPF, A., 1927. La forme des récifs coralliens et le régime des vents alternants. *Trav. Serv. océanogr. Pêch. Indoch.* **2**, 1–33.
- KRENKEL, E., 1925. *Geologie Afrikas*. Borntraeger, Berlin, **1**, 1–461.
- KUENEN, P. H., 1950. Classification of reefs and their component parts. In: *Marine Geology*. Ed. by P. H. KUENEN. Wiley, New York, 423–430.
- KÜHLMANN, D. H. H., 1970. Die Korallenriffe Kubas. I. Genese und Evolution. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **55**, 729–756.

- 1971. Die Korallenriffe Kubas. II. Zur Ökologie der Bankriffe und ihrer Korallen. Int. Revue ges. Hydrobiol. **56**, 145–199.
- LEWINSOHN, C., 1969. Die Anomuren des Roten Meeres (Crustacea Decapoda: Paguridea, Galatheidea, Hippidea). Zool. Verh., Leiden **104**, 1–213.
- LOYA, Y., 1972. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. Mar. Biol. **13**, 100–123.
- & SLOBODKIN, L. B., 1971. The coral reefs of Eilat (Gulf of Eilat, Red Sea). Symp. zool. Soc., Lond. **28**, 117–139.
- LUKSCH, J., 1901. Expedition S.M. „Pola“ in das Rothe Meer. Denkschr. Akad. Wiss., Wien **69**, 337–398.
- MAGNUS, D. B. E., 1963a. Der Federstern *Heterometra savignyi* im Roten Meer. Natur Mus., Frankf. **93**, 355–368.
- 1963b. Über das „Abweiden“ der Flutwasseroberfläche durch den Schlangensterne *Ophiocoma scolopendrina* (LAMARCK). Zool. Anz. (Suppl.) **26**, 471–481.
- MAXWELL, W. G. H., 1968. Atlas of the Great Barrier Reef. Elsevier, New York, 258 pp.
- MERGNER, H., 1967. Über den Hydroidenbewuchs einiger Korallenriffe des Roten Meeres. I. Die ökologischen Gegebenheiten der untersuchten Riffgebiete und ihre Auswirkungen auf Verteilung und Besiedlungsdichte des Hydroidenbewuchses. Z. Morph. Tiere **60**, 35–104.
- 1971. Structure, ecology and zonation of Red Sea reefs (in comparison with South Indian and Jamaican reefs). Symp. zool. Soc., Lond. **28**, 141–161.
- 1972. The influences of several ecological factors on the hydroid growth of some Jamaican coral cays. Proc. Symp. Corals and Coral Reefs **1969**, 275–290.
- & SCHEER, G., 1974. The physiographic zonation and the ecological conditions of some south Indian and Ceylon coral reefs. Proc. int. Symp. Coral Reefs, Australia **1973** (in press).
- MOHAMED, A. F., 1940. The Egyptian exploration of the Red Sea. Proc. R. Soc. (B) **128**, 306–316.
- MORTON, J. E. & CHALLIS, D. A., 1969. The biomorphology of Solomon Islands shores with a discussion of zoning patterns and ecological terminology. Phil. Trans. R. Soc. (B) **255**, 459–516.
- NATTERER, K., 1898. Chemische Untersuchungen, Expedition S.M. „Pola“ in das Rothe Meer, nördliche Hälfte (1895–1896). Denkschr. Akad. Wiss., Wien (Math.-nat. Cl.), **55**, 445–572.
- NESTEROFF, W. D., 1955. Les récifs coralliens du banc Farsan nord (Mer Rouge). Résultats scientifiques des campagnes de la Calypso. Anns Inst. océanogr., Monaco N.S. **30**, 7–50.
- NEUMAN, A. C. & MCGILL, D. A., 1962. Circulation of the Red Sea in early summer. Deep Sea Res. **8**, 223–235.
- NEWELL, N. D., 1956. Geological reconnaissance of Raroia (Kon Tiki) atoll, Tuamotu archipelagos. Bull. Am. Mus. nat. Hist. **109**, 311–372.
- OREN, O. H., 1962. Contributions to the knowledge of the Red Sea Nr. 21: A note on the hydrography of the Gulf of Eylath. Bull. Sea Fish. Res. Stn, Israel **30**, 3–14.
- ORTMANN, A. E., 1889. Beobachtungen an Steinkorallen von der Südküste Ceylons. Zool. Jb. (Syst. Ökol. Geogr. Tiere) **4**, 493–590.
- PETROWITZ, W., 1962. Der Golf von Akaba. Geogr. Rdsch. **14**, 305–312.
- PICARD, L., 1943. Structure and evolution of Palestine. Publs geol. Inst. Israel **84**, 1–187.
- PICHON, M., 1964. Contribution à l'étude de la répartition des Madréporaires sur le récif de Tuléar, Madagascar. Recl. Trav. Stn mar. Endoume (Suppl.) **2**, 81–203.
- 1967. Caractères généraux des peuplements benthiques des récifs et lagons de l'île Maurice (Océan Indien). Cah. ORSTOM (Océanogr.) **5** (4), 31–45.
- PILLAI, G. C. S., 1971. Composition of the coral fauna of the southeastern coast of India and the Laccadives. Symp. zool. Soc., Lond. **28**, 301–327.
- POR, F. D. & LERNER-SEGGEV, R., 1966. Contributions to the knowledge of the Red Sea, Nr. 38: Preliminary data about the benthic fauna of the Gulf of Elat (Aqaba), Red Sea. Israel J. Zool. **15**, 38–50.
- QUENNEL, A. M., 1958. The structural and geomorphic evolution of the Dead Sea rift. Q. Jl. geol. Soc. Lond. **114**, 1–24.
- 1959. Tectonics of the Dead Sea rift. Actas Trab. int. geol. Congr. **20**, 385–405.

- RANSONNET-VILLEZ, E. VON, 1863. Reise von Kairo nach Tor zu den Korallenbänken des Rothen Meeres. Selbstverl., Wien.
- 1868. Ceylon, Skizzen seiner Bewohner, seines Thier- und Pflanzenlebens und Untersuchungen des Meeresgrundes nahe der Küste. Westermann, Braunschweig, 162 pp.
- RIEDL, R., 1966. Biologie der Meereshöhlen. Topographie, Faunistik und Ökologie eines unterseeischen Lebensraumes. Parey, Hamburg, 636 pp.
- 1971. Water movement: animals. In: Marine ecology. Ed. by O. KINNE. Wiley, London, 1, 1123–1156.
- RISBEC, M. J., 1929. Quelques remarques sur l'allure des récifs frangeants en Nouvelle Calédonie. Proc. 4th pacific scient. Congr. 2, 787–795.
- ROSEN, B. R., 1971. The distribution of reef coral genera in the Indian Ocean. Symp. zool. Soc. Lond. 28, 263–299.
- RÜPPEL, E., 1828. Atlas zu der Reise im nördlichen Afrika. Fische des rothen Meeres. Brönnner, Frankfurt, 141 pp.
- 1829. Reisen in Nubien, Kordofan und dem peträischen Arabien vorzüglich in geographisch-statistischer Hinsicht. Wilmans, Frankfurt, 389 pp.
- 1835. Neue Wirbelthiere zu der Fauna von Abyssinien gehörig, Fische des rothen Meeres. Brönnner, Frankfurt, 144 pp.
- RUSSEL, R. J., 1962. Origin of beach rock. Z. Geomorphol. 6, 1–16.
- RUTMAN, J. & FISHELSON, L., 1969. Food composition and feeding behavior of shallow-water crinoids at Eilat (Red Sea). Mar. Biol. 3, 46–57.
- SAFRIEL, C. U. & LIPKIN, Y., 1964. Note on the intertidal zonation of the rocky shores at Eilat (Red Sea, Israel). Israel J. Zool. 13, 187–190.
- SCHÄFER, W., 1967. Biofacies Bereiche im subfossilen Korallenriff Sarso (Rotes Meer). Senden-berg. leth. 48, 107–133.
- SCHER, G., 1959. Contribution to a German reef terminology. Atoll Res. Bull. 69, 1–4.
- 1960. Der Lebensraum der Riffforallen. Ber. naturw. Ver. Darmstadt 1959–1960, 29–44.
- SCHICK, A. P., 1958. Tiran: the straits, the island and its terraces. Israel Explor. J. 8, 120–130; 189–196.
- SCHUHMACHER, H., 1973a. Die lichtabhängige Besiedlung von Hafenzüpfelern durch sessile Tiere und Algen aus dem Korallenriff bei Eilat (Rotes Meer). Helgoländer wiss. Meeres-unters. 24, 307–326.
- 1973b. Morphologische und ökologische Anpassungen von *Acabaria*-Arten (Octocorallia) im Roten Meer an verschiedene Formen der Wasserbewegung. Helgoländer wiss. Meeres-unters. 25, 461–472.
- 1973c. Das kommensalische Verhältnis zwischen *Periclimenes imperator* (Decapoda: Palaemonidae) und *Hexabranhus sanguineus* (Nudibranchia: Doridacea). Mar. Biol. 22, 355–360.
- 1973d. Notes on occurrence, feeding and swimming behaviour of *Notarchus indicus* and *Melibe bucephala* at Eilat, Red Sea (Mollusca: Opisthobranchia). Israel J. Zool. 22, 13–26.
- 1974a. On the conditions accompanying the first settlement of corals on artificial reefs with special reference to the influence of grazing sea urchins (Eilat, Red Sea). Proc. int. Symp. Coral Reefs, Australia 1973. (in press.)
- 1974b. Die Rolle der Weichkorallen (Alcyonacea, Octocorallia) innerhalb der Riffbiozö-nosen des Roten Meeres und des Großen Barriereriffs. Verh. dt. zool. Ges. 67 (im Druck).
- SEWELL, R. B. S., 1928. A study of recent changes of sea-level based largely on a study of coral-growths in Indian and Pacific seas. Int. Revue ges. Hydrobiol. 20, 89–102.
- STERNECK, R., 1927. Selbständige Gezeiten und Mitschwingungen im Roten Meere. Annln Hydrogr. Biol. Berl. 55, 129–134.
- STODDART, D. R., 1969. Ecology and morphology of recent coral reefs. Biol. Rev. 44, 433–498.
- STORR, J. F., 1964. Ecology and oceanography of the coral-reef tract, Abaco Island, Bahamas. Spec. Pap. geol. Soc. Am. 79, 1–98.
- TABER, S., 1934. Sierra Maestra of Cuba, part of the northern rim of the Bartlett Trough. Bull. geol. Soc. Am. 45, 567–620.
- TALBOT, F. H., 1965. A description of the coral structure of Tutia Reef (Tanganyika Territory, East Africa), and its fish fauna. Proc. zool. Soc., Lond. 145, 431–470.

- TAYLOR, J. D., 1971. Reef associated molluscan assemblages in the western Indian Ocean. *Symp. zool. Soc., London* **28**, 501–534.
- THOMPSON, E. F., 1939. Chemical and physical investigations. The general hydrography of the Red Sea. *Scient. Rep. John Murray Exped.* **2**, 83–103.
- TRACEY, J. L., CLOUD, P. E. jr. & EMERY, K. G., 1955. Conspicuous features of organic reefs. *Atoll Res. Bull.* **48**, 1–3.
- TROMP, S., 1950. The age and origin of the Red Sea Graben. *Geol. Mag.* **87**, 385–392.
- UMBROVE, J. H. F., 1940. Madreporaria from the Togian reefs (Gulf of Tomini, North Celebes). *Zoöl. Meded., Leiden* **22**, 265–310.
- VASSEUR, P., 1964. Contribution à l'étude bionomique des peuplements sciaphiles infralittoraux de substrat dur dans les récifs de Tuléar, Madagascar. *Recl. Trav. Stn mar. Endoume (Suppl.)* **2**, 1–77.
- VERCELLI, F., 1927. Ricerche di oceanografia fisica eseguite della R. Nave Ammiraglio Magnaghi (1923–1924). IV. La temperatura e la salinità. *Annali idrogr., Genova* **11**, 1–66.
- 1931. Nuove ricerche sulle correnti marine nel Mar Rosso. *Annali idrogr., Genova* **12**, 1–74.
- WAHLERT, G. VON, 1969. Eilat – ein neuer Name in der Meeresforschung. *Naturw. Rdsch., Stuttg.* **22**, 530–536.
- WALTHER, J. W., 1888. Die Korallenriffe der Sinaihalbinsel. *Geologische und biologische Beobachtungen. Abh. sächs. Akad. Wiss.* **14**, 438–505.
- WELLS, J. W., 1954. Recent corals of the Marshall Islands. *Prof. Pap. U. S. geol. Surv.* **260**, 385–486.
- 1955. A survey of the distribution of reef coral genera in the Great Barrier Reef region. *Rep. Gt Barrier Reef Comm.* **6**, 1–9.
- 1956. Scleractinia. In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Ed. by R. C. MOORE. Univ. of Kansas Press, Lawrence, Kans., **F**, 328–444.
- WEYL, R., 1941. Ein geologischer Ausflug an den Enriquillo-See. *Natur Volk* **71**, 215–226.
- 1965. Erdgeschichte und Landschaftsbild in Mittelamerika. *Kramer, Frankfurt*, 175 pp.
- 1969. *Geologische Bilder aus Mittelamerika*. 2. Die pazifische Felsküste Costa Ricas. *Natur Mus., Frankf.* **99**, 559–570.
- WOOD-JONES, F., 1910. *Coral and atolls*. Reeve, London, 392 pp.
- YONGE, C. M., 1963. The biology of coral reefs. *Adv. mar. Biol.* **1** 209–260.
- ZANS, V. A., 1958. Recent coral reefs and reef environments of Jamaica. *Geonotes* **1**, 18–25.

Anschrift des erstgenannten Autors: Prof. Dr. H. MERGNER
 Lehrstuhl für Spezielle Zoologie
 Ruhr-Universität Bochum
 4630 Bochum
 Bundesrepublik Deutschland