

Quantitative Analyse von Korallengemeinschaften des Sanganeb-Atolls (mittleres Rotes Meer). II. Vergleich mit einem Riffareal bei Aqaba (nördliches Rotes Meer) am Nordrande des indopazifischen Riffgürtels

H. Schuhmacher¹ & H. Mergner²

¹Universität GHS Essen, Lehrstuhl für Hydrobiologie;
Postfach 10 37 64, D-4300 Essen, Bundesrepublik Deutschland

²Ruhr-Universität Bochum, Lehrstuhl für Spezielle Zoologie;
Postfach 10 21 48, D-4630 Bochum, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Quantitative analysis of coral communities of Sanganeb-Atoll (central Red Sea). II. Comparison with a reef area near Aqaba (northern Red Sea) at the northern margin of the Indopacific reef-belt. Quantitative studies of coral communities in the central and northern Red Sea were designed for comparison of the community structure in both areas. The central Red Sea provides reef-building Scleractinia and reef-inhabiting Alcyonaria with optimal temperature conditions, whereas the north tip of the Gulf of Aqaba (29° 30' N) represents the northernmost outpost of coral reefs in the Indian Ocean. It is generally assumed that coral diversity decreases towards the margins of the global reef-belt. In the Red Sea, generic diversity of hermatypic Scleractinia slightly decreases from the central to the northern part (51 : 48 genera); but cnidarian species abundance (species number per 25 m² area) was found to increase from 62 to 98 species and the Shannon-Wiener diversity index increased from 2.58 to 3.67 with regard to colony number. The mean colony size was 189 cm² at Sanganeb-Atoll, but only 52 cm² at Aqaba. The mean numbers of colonies were inversely related: 662 per 25 m² at Sanganeb-Atoll and 2028 at Aqaba. Uninhabited parts of the studied areas amounted to 47 % at Sanganeb-Atoll and to 56 % at Aqaba. The community structure of the studied areas indicates that occasional perturbations prevent the progress of the community towards a low-diversity equilibrium state. Since severe hydrodynamic damage is extremely rare in 10 m depth, major disturbances may occur by sedimentation, by the interference of grazers (e. g. *Diadema setosum*) and due to overgrowth by space-competitors (mainly soft corals). These events are to be regarded as throwbacks in the process of monopolization of the area by well adapted species. Recovery from such perturbations (i.e. recolonization of dead areas) obviously takes place at different velocities in the northern and central Red Sea, for the mean water temperature at Aqaba is 5 °C lower than in the central Red Sea. Hence the process of taking over a given space by a few species proceeds further in the central Red Sea than at its northern end. The increase in diversity per area towards high latitudes is comparable to that with depth. It is concluded from the great number of species at Aqaba that these reefs mark the northernmost outpost of the Indian Ocean only geographically but not ecophysiologicaly; they would occur at even higher latitudes, if the Gulf of Aqaba extended farther north.

EINLEITUNG

Für Korallenriffe gilt, daß Artenzahl und Diversität von hermatypischen Korallen zum Rand des Riffgürtels hin abnehmen (z. B. Stehli & Wells, 1971; Rosen, 1971; Glynn, 1973). Für eine Überprüfung dieser Aussage bietet sich das Rote Meer geradezu an, denn es erstreckt sich als über 2270 km langer Graben vom tropischen Bereich weit nach Norden und beinhaltet mit den Riffen bei Aqaba und Eilat (29° 30' N) die nördlichsten Riffaußenposten des Indischen Ozeans.

Publikationen aus jüngerer Zeit (Loya & Slobodkin, 1971; Loya, 1972; Mergner & Schuhmacher, 1974, 1981) haben für das Nordende des Golfes von Aqaba eine bemerkenswert hohe Artenfülle und Diversität von Korallen nachgewiesen, die vorübergehend sogar die des mittleren Roten Meeres übertrafen. Da sich aber im Umfang von regionalen Artenlisten auch die Intensität der Bearbeitung eines Raumes widerspiegelt und die Bezugsfläche der erfaßten Artendiversität nicht angegeben wird, sagen solche Listen (Rosen, 1971; Scheer, 1971; Scheer & Pillai, 1983; Scheer, 1984) über die Diversität der Besiedlung einzelner Riffabschnitte wenig aus. Es stellte sich daher die Aufgabe, Artenzusammensetzung und Struktur der Korallenbesiedlung methodisch in identischer Weise an ausgewählten Untersuchungsflächen am Nordende und im mittleren Roten Meer vergleichend zu analysieren.

Artenzahl und -diversität, Koloniezahl und -größe der sessilen Cnidaria (der mit Abstand bedeutendsten Organismengruppe im Riff) wurden in einheitlich umschriebenen Flächen bei Aqaba (Mergner & Schuhmacher, 1981) und am Sanganeb-Atoll vor der sudanesischen Küste (Mergner & Schuhmacher, 1985) detailliert erfaßt.

Der Wissensstand über die Korallenriffe im nördlichen Golf von Aqaba und im mittleren Roten Meer entwickelte sich in unterschiedlicher Weise. Das mittlere Rote Meer war schon früh Ziel entsprechender Untersuchungen: Von Europa aus relativ leicht zugänglich, wurden die Riffe an der ägyptischen und sudanesischen Küste bereits von Forskål (1775), Ehrenberg (1834a, b), Klunzinger (1872, 1877, 1879a, b) und Crossland (1907, 1935, 1938) untersucht. Crossland (1939) bezweifelte hingegen generell die Existenz von Riffen im Golf von Aqaba. Erst seit dem Jahre 1970 wurden die Riffe und ihre Korallenbesiedlung im Umkreis der meeresbiologischen Institute von Eilat und Aqaba bekannt und intensiv bearbeitet. Eine Übersicht der korallen- und riffökologischen Publikationen geben Scheer & Pillai (1983), Mergner (1984) und Scheer (1984). Bei frühen biogeographischen Vergleichen, so auch zu den Teilbereichen des Roten Meeres, (Stehli & Wells, 1971; Rosen, 1971; Scheer, 1971) lagen hauptsächlich Korallenaufsammlungen zugrunde, die beim Waten über das Riffdach oder vom Boot aus gewonnen worden waren. Zu diesem Zeitpunkt war der Korallenbestand des Golfes von Aqaba noch nahezu unbekannt. Dieser Wissensrückstand wurde durch intensive Tauchuntersuchungen nicht nur aufgeholt; die Artenvielfalt am Nordende des Roten Meeres erschien zeitweise sogar größer als die im mittleren Roten Meer. Erst entsprechend intensive Tauchaufsammlungen vor der sudanesischen Küste (Head, 1980; Vine & Vine, 1980; Kühlmann, 1983; Mergner & Schuhmacher, 1985) brachten das bekannte Arteninventar näher an den (noch verborgenen) tatsächlichen Artenbestand heran. Dem aktuellen Bearbeitungsstand gemäß schwankt auch die Rangfolge der Arten- bzw. Gattungsvielfalt: Scheer & Pillai (1983) nennen für den Golf von Aqaba 48 Scleractinia-Gattungen mit 127 Arten, für das mittlere Rote Meer jedoch nur 40 Gattungen mit 116 Arten.

Für letztgenannten Bereich erhöht sich dann bei Scheer (1984) die Zahl auf 51 hermatypische Gattungen.

Die im Verlauf der Zeit wechselnde Kenntnis des relativen Artenreichtums im mittleren und nördlichen Roten Meer wurde deshalb mit einigen Einzelheiten ausgeführt, um die eingeschränkte Aussagekraft eines bloßen Vergleichs von Artenlisten darzulegen. Um eine regional unterschiedliche Diversität in der Korallenbesiedlung tatsächlich zu erfassen, wurde vorliegende Untersuchung durchgeführt.

Die Besiedlung von 5×5 m großen Ausschnitten von Korallenbeständen wurde in Riffen bei Aqaba und am Sanganeb-Atoll quantitativ analysiert. Um störende Einflüsse durch unterschiedliches Lichtangebot möglichst zu vermeiden, wurden alle Untersuchungsareale (im Folgenden auch Testquadrate, TQs oder Testareale genannt) in annähernd gleicher Tiefe um 10 m angelegt. Bei dem im Roten Meer gegebenen klaren Wasser ist in dieser Tiefe der Korallenwuchs oft am intensivsten (Barnes & Taylor, 1973; Mergner & Svoboda, 1977; Svoboda, 1978), da hier weder durch zu geringe noch zu intensive Beleuchtung Lichthemmung eintritt. Außerdem sind in 10 m Tiefe die Tauchzeiten noch nicht nennenswert eingeschränkt. Hingegen differierten die Testquadrate hinsichtlich der vorherrschenden Wasserbewegung und der Wassertemperatur. Die Frage war, ob sich insbesondere der großräumig wirkende abiotische Faktor Temperatur (vgl. Abb. 1), d. h. der Temperaturabfall vom mittleren zum nördlichen Roten Meer, in einer entsprechenden Veränderung der Artenzahl und Diversität der Riffbesiedlung niederschlagen würde.

UNTERSUCHUNGSGEBIETE UND METHODIK

Eine ausführliche Beschreibung der Naturverhältnisse und Korallenriffe von Aqaba gaben Mergner & Schuhmacher (1974). Von denselben Autoren wurde 1981 die quantitative Analyse der Besiedlung eines 25 m^2 Ausschnittes (Testquadrat U-7 genannt) aus dem Vorriff bei 10 m Tiefe vorgelegt. Es gilt im vorliegenden Vergleich als Referenzareal für das Nordende des Roten Meeres. Die Riffe bei Aqaba sind – verglichen mit denen im südlichen Golf von Aqaba und erst recht im mittleren Roten Meer – schwach ausgebildet. Das Saumriff in der Nähe von Testquadrat U-7 sitzt pultförmig dem ufernahen, nur drei bis fünf Meter tiefen Meeresboden auf (Abb. 2). Der seewärts zunächst mäßig abfallende Meeresboden ist von niedrigem Korallenbewuchs mit eingesprengten Sandinseln bestanden. Eine Tiefe von 10 m für das Untersuchungsareal wird erst ca. 70 m vor dem Riffhang erreicht. Dieser Bereich zählt zum mittleren Vorriff (vgl. Mergner & Schuhmacher, 1974). Die Wassertemperatur schwankt zwischen 21°C im Winter und $25^\circ\text{--}26^\circ\text{C}$ im Sommer. Die Windwellen aus N-NNW haben bis zur Riffkante eine Anlaufstrecke von maximal 10 km, sind gewöhnlich 0,3–0,5 m hoch und werden mit einer Windstärke von durchschnittlich 7,2 Kn (3,2 Bft) angetrieben. Im Vorriff herrscht eine Riff längsströmung ($3\text{--}10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$), die entweder der Oberflächenströmung entgegen verläuft (Mergner & Schuhmacher, 1974) oder mit ihr nach Süden setzt (Hulings, 1979).

Die zum Vergleich herangezogenen Referenzareale aus dem mittleren Roten Meer sind die vier Testquadrate am Sanganeb-Atoll, die von Mergner & Schuhmacher (1985) ausführlich dargestellt wurden. Das Sanganeb-Atoll liegt ca. 28 km nordöstlich von Port Sudan vor der sudanesischen Küste vermutlich auf einem Horst, der beim Einbruch des

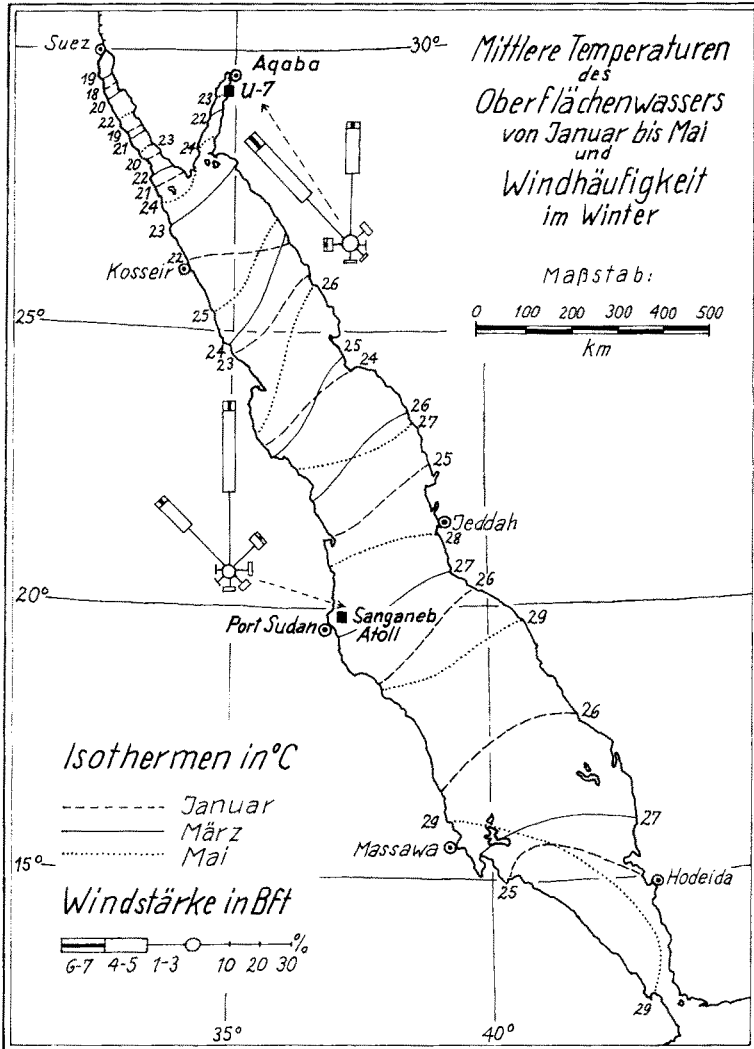


Abb. 1. Karte des Roten Meeres mit den Monatsisothermen des Oberflächenwassers für Januar, März und Mai sowie mit der Windhäufigkeit (Windrichtung und Windstärke in Bft) im Nordwinter

Rotmeergrabens emporgehoben wurde. Wie Abbildung 3 zeigt, steigt das Sanganeb-Atoll steil aus 800–650 m Wassertiefe auf. Der in der Nordsüdrichtung stark verlängerte Riffring erreicht auf der relativ windgeschützten Westseite nicht überall den Wasserspiegel, sondern läßt eine bis 14 m tiefe Passage frei. Die brandungsexponierte Nord- und Ostseite hingegen ist ringsum durch einen breiten, proliferierenden Riffring gekennzeichnet. Die Entstehung einer südlichen, von der Hauptlagune abgetrennten flachen Wanne und der breiten südlichen Rifflatform geht möglicherweise auf Erosion während eiszeitlichen Tiefstandes des Meeresspiegels zurück.

Der Rifffhang fällt an der NO-Außenseite fast senkrecht auf mehr als 50 m Tiefe ab

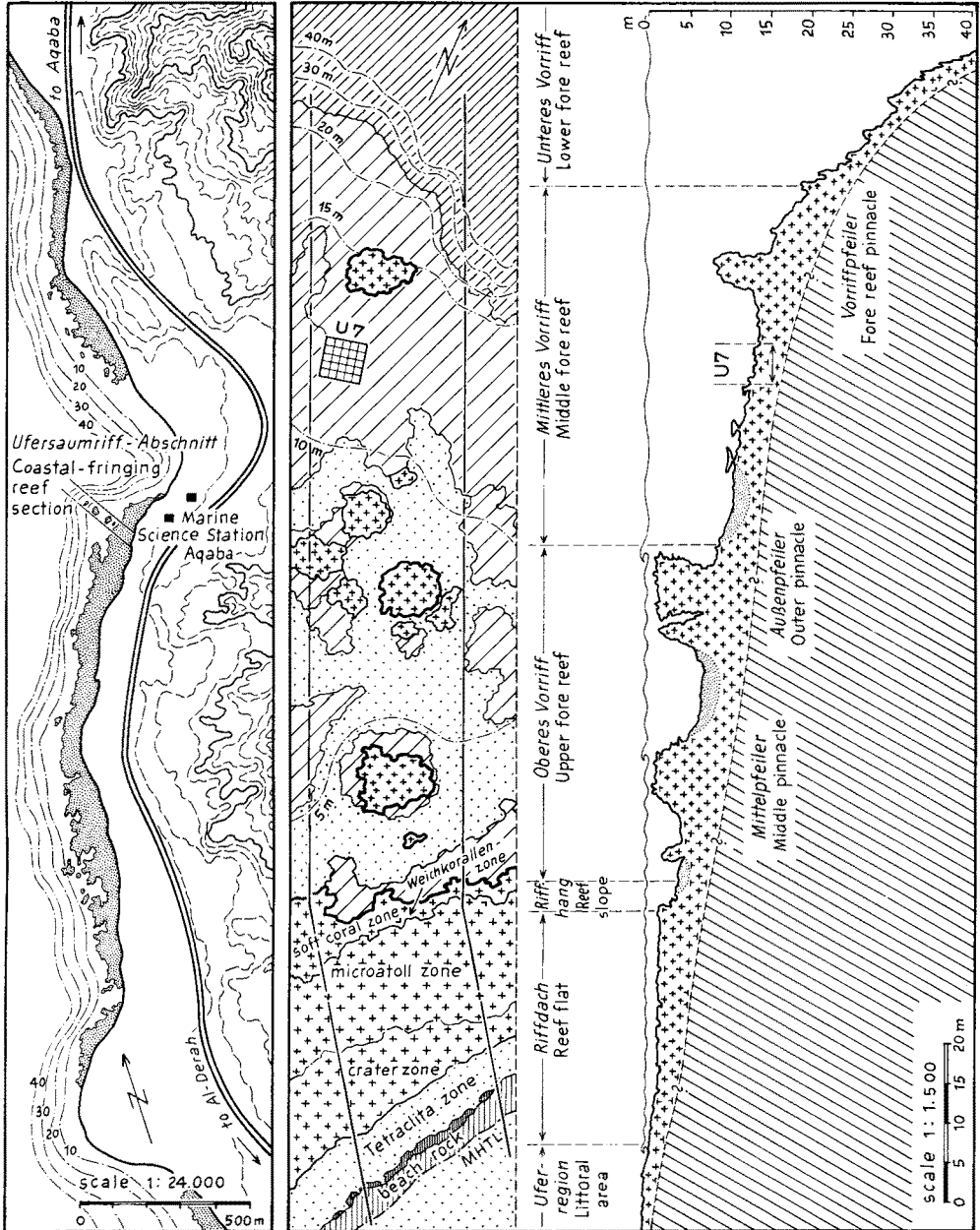


Abb. 2. Riffregion bei Aqaba mit Lage des Testareals U-7 im Ufersaumriff unmittelbar südlich der Marine Science Station (links), in der Aufsicht (Mitte) und im Profil (rechts). (Nach Mergner & Schuhmacher, 1981)

und an der S-Außenseite auf 40 m, der Innenhang des Riffringes dagegen nur auf 10–15 m zum Lagunenboden, der sich erst allmählich bis auf 48 m vertieft. Die in derselben Tiefenstufe von etwa 10 m eingerichteten Testquadrate befinden sich also in verschiedenen Riffabschnitten: im mittleren Vorriff bei Aqaba, in der Mitte des Riffhanges an den Sanganeb-Außenriffen und dicht über dem Lagunenboden an den Innenriffen. Die Wassertemperatur am Sanganeb-Atoll schwankt zwischen 25 °C im Winter und 29°–30 °C im Sommer.

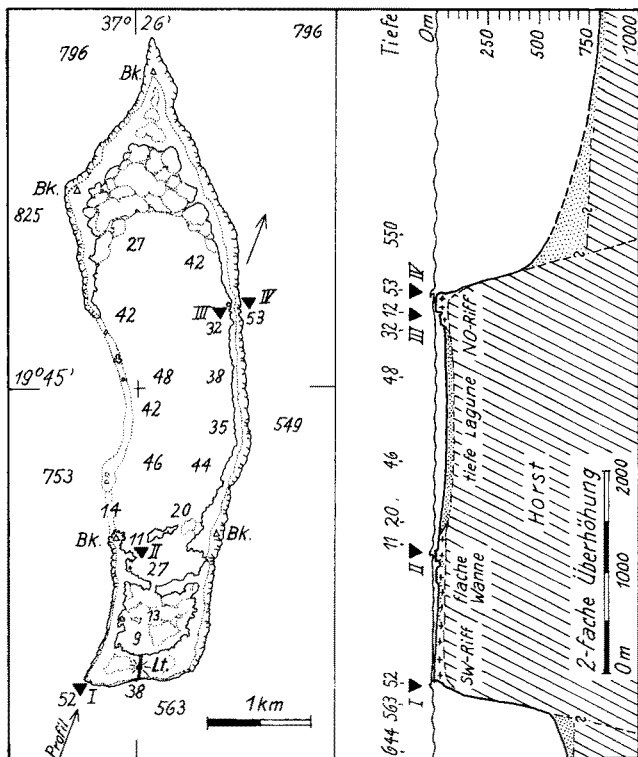


Abb. 3. Karte (links) und Profil (rechts) des Sanganeb-Atolls bei Port Sudan mit Lage der Testareale I–IV. (Karte nach Luftbild: Abb. 2 aus Mergner & Schuhmacher, 1985)

Das Sanganeb-Atoll wird ganzjährig von überwiegend nördlichen Winden getroffen und nur gelegentlich aus südlicher bis südöstlicher Richtung. Die mit einer Anlaufstrecke von mehr als 1000 km auf das Atoll treffenden Windwellen und Dünung werden durch täglich regelmäßig wechselnde Land-Seebrisen (im Winter aus NW bzw. NO) nur vorübergehend und mit unterschiedlicher Intensität in ostwestlicher Richtung abgelenkt. Häufig herrscht im Sommer in dieser Region nahezu völlige Windstille oder nur eine leichte Brise. Demzufolge wird der NO-Rand des Atolls, vor allem im Winter, fast ständig von mehr als 1 m hohen Wellen getroffen, die geschützte Südseite dagegen nur gelegentlich von meist nur 0,5 m hohen Wellen. Entsprechend der unterschiedlichen Brandungsstärke reichen Brandungsrücklauf und Oszillationsbewegungen am NO-

Außenhang bis in 10 m Tiefe; am Südhang überwiegt hingegen in dieser Tiefe eine Riff längsströmung.

Eine ausführliche Darstellung, wie die untersuchten Besiedlungsgemeinschaften in beiden Regionen erfaßt wurden, findet sich bei Mergner & Schuhmacher (1981, 1985), so daß hier nur die wesentlichsten Punkte wiederholt werden müssen. Ein 5×5 m großes Untersuchungsareal wurde durch Nylonleinen abgegrenzt und in 25 Einzelquadrate unterteilt. Jedes Einzelquadrat wurde zentrisch photographiert und mit Hilfe wasserfester Papierphotoabzüge unter Wasser genau kartiert. Die Identität der einzelnen Kolonien wurde sofort – in situ – oder nach Entnahme von Proben festgestellt. Für den Vergleich der Flächenbedeckung der einzelnen Untersuchungsareale ist es ohne Belang, daß durch diese Methode nicht die tatsächliche dreidimensionale Oberfläche, sondern ihre Projektion in die Ebene erfaßt wird.

Die Untersuchungen bei Aqaba wurden im Februar 1976 (mit Ergänzungen bis zum Herbst 1977), diejenigen am Sanganeb-Atoll im Februar und März 1980 durchgeführt.

ERGEBNISSE

In den Testarealen I-IV am Sanganeb und U-7 bei Aqaba wurden die in Tabelle 1 aufgeführten Cnidaria-Arten gefunden.

Im Vergleich zur Artenliste aus dem U-7 von Mergner & Schuhmacher (1981) ergaben sich einige Änderungen in der systematischen Zuordnung: *Seriatopora angulata* und *Seriatopora* sp. werden zu *S. hystrix* gestellt. *Pocillopora danae* ist synonym zu *P. damicornis*, *Psammocora superficialis* = *P. profundacella*, *Acropora clavigera* = *A. granulosa*, *A. scandens* = *A. pharaonis*, *Montipora danae* = *M. meandrina*, *M. eilatensis* = *M. stilosa* var. *eilatensis*, *Pavona danai* = *P. cactus*, *Gardineroseris ponderosa* = *G. planulata*, *Platygyra lamellina* = *P. daedalea*, *Lobophyllia costata* = *L. hemprichii* und *Mycidium tubifex* = *M. elephantotus*. *Echinopora gemmacea fruticulosa* wird als Varietät neben der Nominatform stets besonders ausgewiesen, da es im Gegensatz zu dieser eine verzweigte Wuchsform besitzt. Ferner ist die Identität von *Montastrea forskaelana* zumindest zweifelhaft; dieselbe Probe (aus U-7) wird von Wijsman-Best (1977, 1980) unterschiedlich beurteilt; Scheer & Pillai (1983) halten *M. forskaelana* für eine Wuchsform von *Echinopora gemmacea*.

Die Artenliste in Tabelle 1 schließt auch die Alcyonaria mit ein, obwohl in konventionellen Korallenlisten (u. a. Wells, 1954; Rosen, 1971; Scheer, 1971) nur die Scleractinia, aber auch die Hydrocorallia und die Orgelkoralle *Tubipora musica* aufgeführt werden. Die allgemeine Gewohnheit, nur Hartskelett bildende Cnidaria zu berücksichtigen, erfaßt jedoch nur die dem Riffaufbau förderlichen Arten. Wir berücksichtigen hier auch die Weichkorallen, da sie nicht nur beim Zerfall reichlich Skleritmaterial als Sediment liefern, sondern vor allem einen mengenmäßig gewichtigen Anteil an der Flächenbedeckung haben (gelegentlich mehr als 50 % der durch Cnidaria besiedelten Riffoberfläche) und als Raumkonkurrenten der Hartskelettbildner gerade den weiteren Kalkzuwachs erheblich behindern können. Der tatsächliche Riffzuwachs ist nämlich stets die Resultierende aus dem Wechselspiel von kalkaufbauenden und den Aufbau behindernden bzw. abtragenden Kräften. Außer den Cnidaria fanden sich als Besiedler der Testareale noch Kalkalgen, Porifera, Bivalvia, Bryozoa und Ascidia, wenn auch in

Tab. 1. Cnidaria-Besiedlung der vier Testareale des Sanganeb-Atolls und des U-7 bei Aqaba

Listen- nummer in I-IV	U-7	Kategorie, Gattung, Art	Festgestellt in Testquadrat Sanganeb-Nr.:					Aqaba: U-7
			I	II	III	IV		
		HYDROZOA						
		Hydroida						
		Milleporidae						
1		<i>Millepora dichotoma</i> Forskål	x	x	x	x		
2	1	<i>Millepora exaesa</i> Forskål	x	x	x	x		x
3		<i>Millepora platyphylla</i> Ehrenberg		x	x	x		
		Stylasteridae						
4		<i>Distichopora violacea</i> (Pallas)					x	
		SCYPHOZOA						
		Rhizostomeae						
		Cassiopidae						
		<i>Cassiopea andromeda</i> (Forskål)						x
		ANTHOZOA, OCTOCORALLIA						
		Stolonifera						
		Tubiporidae						
5	2	<i>Tubipora musica</i> Linnaeus	x	x	x			x
		Alcyonaria						
		Alcyoniidae						
	3	<i>Cladiella pachyclados</i> (Klunzinger)						x
6		<i>Lobophytum pauciflorum</i> (Ehrenberg)		x	x	x		
	4	<i>Lobophytum</i> sp.						x
7	5	<i>Parerythropodium fulvum</i> (Forskål)	x	x	x			x
8	6	<i>Sarcophyton ehrenbergi</i> v. Marenzeller	x	x	x			x
9		<i>Sarcophyton elegans</i> Moser	x	x	x			
10		<i>Sinularia candidula</i> Verseveldt & Benayahu	x					
11		<i>Sinularia dactyloclados</i> Verseveldt & Benayahu			x			
12		<i>Sinularia flabelliflavata</i> Verseveldt & Benayahu		x				
13		<i>Sinularia gardineri</i> (Pratt)	x		x			
14	7	<i>Sinularia leptoclados</i> (Ehrenberg)	x		x			x
15		<i>Sinularia minima</i> Verseveldt			x			
16		<i>Sinularia notanda</i> Tixier-Durivault			x			
17	8	<i>Sinularia polydactyla</i> (Ehrenberg)	x		x			x
18		<i>Sinularia querciformis</i> (Pratt)	x					
19		<i>Sinularia schuhmacheri</i> Verseveldt & Benayahu	x					
		Nephtheidae						
	10	<i>Nephthea albida</i> (Holm)						x
20		<i>Nephthea laevis</i> Kükenthal	x					
21		<i>Dendronephthya hemprichi</i> (Klunzinger)			x			
	9	<i>Dendronephthya</i> sp.						x
22		<i>Stereonephthya cundabuluensis</i> Verseveldt	x		x			
23	11	<i>Lithophyton arboreum</i> Kükenthal	x					x
24		<i>Paralemnalia eburnea</i> Kükenthal	x		x			
25	12	<i>Paralemnalia thyrsoides</i> (Ehrenberg)	x					x
		Xeniidae						
		<i>Xenia crassa</i> Schenk						x
		<i>Xenia hicksoni</i> Ashworth						x
		<i>Xenia impulsatilla</i> Verseveldt & Cohen						x
26	14	<i>Xenia macrospiculata</i> Gohar	x	x	x	x		x
	15	<i>Xenia membranacea</i> Schenk						x
	16	<i>Xenia obscuronata</i> Verseveldt & Cohen						x

Tab. 1 (Fortsetzung)

Listennummer in		Kategorie, Gattung, Art	Festgestellt in Testquadrat				Aqaba: U-7
I-IV	U-7		Sanganeb-Nr.:				
			I	II	III	IV	
27	18	<i>Xenia umbellata</i> Lamarck	×				×
	17	<i>Xenia spec.</i>					×
28	13	<i>Heteroxenia fuscescens</i> (Ehrenberg)	×				×
29		<i>Anthelia fishelsoni</i> Verseveldt	×	×			
30		<i>Anthelia glauca</i> Lamarck	×		×		
31		<i>Sympodium caeruleum</i> Ehrenberg	×			×	
		Gorgonaria					
		Gorgoniidae					
32		<i>Clathraria rubrinodis</i> Gray	×			×	
		ANTHOZOA, HEXACORALLIA					
		Actiniaria					
		Actiniidae					
		<i>Gyrostoma helianthus</i> (Ehrenberg)					×
		<i>Gyrostoma quadricolor</i> (Leuckart)					×
		<i>Radianthus koseirensis</i> (Klunzinger)					×
		Scleractinia					
		Thamnasteriidae					
33		<i>Psammocora haimeana</i> Milne Edwards & Haime	×	×	×	×	
34		<i>Psammocora nierstraszi</i> v. d. Horst*	×			×	
	19	<i>Psammocora profundacella</i> Gardiner					×
		Astrocoeniidae					
35		<i>Stylocoeniella armata</i> (Ehrenberg)*				×	
		Pocilloporidae					
36	25	<i>Stylophora pistillata</i> (Esper)		×	×	×	×
37	23	<i>Seriatopora caliendrum</i> Ehrenberg*	×	×	×	×	×
38	22, 24	<i>Seriatopora hystrix</i> Dana	×	×			×
39	20, 21	<i>Pocillopora damicornis</i> (Linnaeus)	×		×		×
40		<i>Pocillopora verrucosa</i> (Ellis & Solander)		×	×	×	
		Acroporidae					
41	35	<i>Astraeopora myriophthalma</i> (Lamarck)			×		×
42		<i>Acropora capillaris</i> (Klunzinger)		×			
43		<i>Acropora corymbosa</i> (Lamarck)			×	×	
	27	<i>Acropora eurystoma</i> (Klunzinger)					×
	28	<i>Acropora forskali</i> (Ehrenberg)					×
	26	<i>Acropora granulosa</i> (Milne Edwards & Haime)					×
44		<i>Acropora cf. haime</i> (Milne Edwards & Haime)				×	
45	29	<i>Acropora hemprichi</i> (Ehrenberg)	×	×	×	×	×
46	30	<i>Acropora humilis</i> (Dana)	×	×	×	×	×
47		<i>Acropora hyacinthus</i> (Dana)		×	×	×	×
48	31	<i>Acropora pharaonis</i> (Milne Edwards & Haime)	×	×		×	×
49	32	<i>Acropora squarrosa</i> (Ehrenberg)*				×	×
50		<i>Acropora superba</i> (Klunzinger)				×	
51	33	<i>Acropora variabilis</i> (Klunzinger)	×	×	×	×	×
52	34	<i>Acropora sp.</i>			×	×	×
53	37	<i>Montipora effusa</i> (Dana)	×	×			×
54		<i>Montipora ehrenbergi</i> Verrill	×	×	×		
55		<i>Montipora granulosa</i> Bernard		×			
56	36, 39	<i>Montipora meandrina</i> (Ehrenberg)	×	×			×
57	40	<i>Montipora monasteriata</i> (Forskål)	×	×		×	×
58	41	<i>Montipora stilosa</i> (Ehrenberg)	×	×			×
	38	<i>Montipora stilosa</i> var. <i>eilatensis</i>					×

Tab. 1 (Fortsetzung)

Listen- nummer in		Kategorie, Gattung, Art	Festgestellt in Testquadrat				
I-IV	U-7		Sanganeb-Nr.:				Aqaba:
			I	II	III	IV	U-7
59		<i>Montipora tuberculosa</i> (Lamarck)	×		×	×	
60	42	<i>Montipora venosa</i> (Ehrenberg)*	×		×		×
61		<i>Montipora verrucosa</i> (Lamarck)*		×			
62	43	<i>Montipora</i> sp.	×	×	×		×
		Agariciidae					
	47	<i>Pavona cactus</i> (Forskål)					×
63		<i>Pavona clavus</i> (Dana)				×	
	48	<i>Pavona decussata</i> (Dana)					×
64		<i>Pavona divaricata</i> Lamarck				×	
65		<i>Pavona explanulata</i> (Lamarck)		×			
66		<i>Pavona maldivensis</i> (Gardiner)	×		×	×	
67	49	<i>Pavona varians</i> Verrill	×		×	×	×
68		<i>Leptoseris mycetoseroides</i> Wells		×	×		
	45	<i>Leptoseris</i> sp.					×
69	44	<i>Gardineroseris planulata</i> (Dana)	×	×	×	×	×
	46	<i>Pachyseris speciosa</i> (Dana)					×
		Siderastreidae					
70	50	<i>Coscinaraea monile</i> (Forskål)		×	×		×
		Fungiidae					
	51	<i>Cycloseris doederleini</i> (v. Marenzeller)					×
	52	<i>Cycloseris</i> sp.					×
71		<i>Fungia echinata</i> (Pallas)		×	×		
72	53	<i>Fungia fungites</i> (Linnaeus)		×	×	×	×
	54	<i>Fungia granulosa</i> Klunzinger					×
73		<i>Fungia klunzingeri</i> Doederlein			×		
74		<i>Fungia scutaria</i> Lamarck				×	
75		<i>Herpolitha limax</i> (Esper)		×			
		Poritidae					
76	55	<i>Alveopora daedalea</i> (Forskål)			×		×
77		<i>Goniopora minor</i> Crossland*	×			×	
	56	<i>Goniopora planulata</i> (Ehrenberg)					×
78		<i>Goniopora tenuidens</i> Quelch**	×				
	57	<i>Goniopora</i> sp.					×
	58	<i>Porites (Synarea) convexa</i> Verrill					×
79		<i>Porites echinulata</i> Klunzinger	×		×		
80	59	<i>Porites lutea</i> Milne Edwards & Haime	×	×	×	×	×
81		<i>Porites solida</i> (Forskål)	×	×	×	×	
82		<i>Porites (Synarea) undulata</i> Klunzinger	×	×	×		
83	60	<i>Porites</i> sp.	×	×	×	×	×
		Faviidae					
	61	<i>Caulastrea tumida</i> Matthai					×
84	69	<i>Favia amicorum</i> (Milne Edwards & Haime)*	×				×
85	70	<i>Favia fava</i> (Forskål)		×			×
86	71	<i>Favia laxa</i> (Klunzinger)	×	×			×
87	72	<i>Favia pallida</i> (Dana)	×		×	×	×
88		<i>Favia rotumana</i> (Gardiner)**			×	×	
89		<i>Favia speciosa</i> (Dana)			×	×	
90	73	<i>Favia stelligera</i> (Dana)		×		×	×
	74	<i>Favia</i> sp.					×
	75	<i>Favites abdita</i> (Ellis & Solander)					×
91		<i>Favites complanata</i> (Ehrenberg)	×	×	×		

Tab. 1 (Fortsetzung)

Listen- nummer in	Kategorie, Gattung, Art	Festgestellt in Testquadrat				
		Sanganeb-Nr.:				Aqaba:
I-IV	U-7	I	II	III	IV	U-7
92	<i>Favites flexuosa</i> (Dana)	×		×	×	
93	<i>Favites halicora</i> (Ehrenberg)			×		
94	<i>Favites pentagona</i> (Esper)	×		×		
	76 <i>Favites peresi</i> Faure & Pichon					×
95	<i>Favites rotundata</i> Veron, Pichon & Wijsman-Best	×			×	
	77 <i>Favites</i> sp.					×
96	78 <i>Goniastrea edwardsi</i> Chevalier		×			×
97	79 <i>Goniastrea pectinata</i> (Ehrenberg)	×	×	×	×	×
98	80 <i>Goniastrea retiformis</i> (Lamarck)		×		×	×
	81 <i>Goniastrea</i> sp.					×
99	87 <i>Platygyra daedalea</i> (Ellis & Solander)		×			×
100	<i>Leptoria phrygia</i> (Ellis & Solander)				×	
101	<i>Oulophyllia crista</i> (Lamarck)		×			
	82 <i>Hydnophora exesa</i> (Pallas)					×
102	<i>Hydnophora microconus</i> (Lamarck)		×			
103	83 <i>Leptastrea bottae</i> (Milne Edwards & Haime)	×	×	×		×
104	84 <i>Leptastrea purpurea</i> (Dana)	×	×			×
105	85 <i>Leptastrea transversa</i> Klunzinger		×			×
106	62 <i>Cyphastrea chalcidicum</i> (Forskål)	×	×	×		×
107	63 <i>Cyphastrea microphthalma</i> (Lamarck)	×	×			×
108	64 <i>Cyphastrea serailia</i> (Forskål)	×	×			×
	65 <i>Cyphastrea</i> sp.					×
109	66 <i>Echinopora gemmacea</i> (Lamarck)	×	×	×	×	×
110	67 <i>Echinopora gemmacea</i> var. <i>fruticulosa</i>		×			×
111	68 <i>Echinopora lamellosa</i> (Esper)		×			×
	86 <i>Montastrea forskaelana</i> (Milne Edwards & Haime)					×
	Oculinidae					
112	<i>Galaxea astreata</i> (Lamarck)		×			
113	88 <i>Galaxea fascicularis</i> (Linnaeus)	×	×	×	×	×
	Merulinidae					
	89 <i>Merulina ampliata</i> (Ellis & Solander)					×
	Mussidae					
114	<i>Scolymia vitiensis</i> Brueggemann	×				
115	91 <i>Lobophyllia corymbosa</i> (Forskål)		×	×		×
116	92, 93 <i>Lobophyllia hemprichii</i> (Ehrenberg)		×			×
117	<i>Lobophyllia pachysepta</i> Chevalier**		×			
118	90 <i>Acanthastrea echinata</i> (Dana)	×			×	×
119	<i>Symphyllia erythraea</i> (Klunzinger)	×		×	×	
	Pectiniidae					
120	95 <i>Mycedium elephantotus</i> (Pallas)		×			×
121	94 <i>Echinophyllia aspera</i> (Ellis & Solander)			×	×	×
122	<i>Oxypora lacera</i> (Verrill)		×			
	Dendrophylliidae					
	96 <i>Turbinaria mesenterina</i> (Lamarck)					×
	Zoantharia					
	Zoanthidae					
123	97 <i>Palythoa tuberculosa</i> Esper	×				×
	Antipatharia					
	Antipathidae					
124	<i>Cirripathes</i> sp.			×	×	

* Erstnachweis für das mittlere Rote Meer. - ** Erstnachweis für das Rote Meer

Tab. 2. Besiedlung der vier Testareale des Sanganeb-Atolls und des Testareals U-7 bei Aqaba durch die Cnidaria-Kategorien (*, ** inkl. 1 bzw 2 Var.)

Taxa	Sanganeb-Testareale					Mittelwert	Aqaba-Testareal U-7
	I	II	III	IV	Summe I-IV		
Hydroida	2	3	3	4	12	3	1
Rhizostomeae	—	—	—	—	—	—	1
Stolonifera	1	1	1	—	3	0,75	1
Alcyonaria	20	8	15	3	46	11,5	19
Gorgonaria	1	—	—	1	2	0,5	—
Actiniaria	—	—	—	—	—	—	3
Scleractinia	44	55*	41	43	183*	45,75*	74**
Zoantharia	1	—	—	—	1	0,25	1
Antipatharia	—	—	1	1	2	0,5	—
Summe	69	67*	61	52	249*	62,25*	100**

unterschiedlichem und meist geringem Ausmaß (vgl. Mergner & Schuhmacher, 1981, 1985).

Wie viele Arten der verschiedenen Cnidaria-Gruppen in den einzelnen Testquadraten gefunden wurden, faßt Tabelle 2 zusammen. Beim Vergleich der Artenbestände aus den Testquadraten von Aqaba und dem Sanganeb-Atoll ist zu berücksichtigen, daß sich die Angaben für Aqaba auf 25 m² beziehen, die für Sanganeb jedoch auf viermal 25 m² mit jeweils unterschiedlicher Lage im Riff. Allein schon das Miteinbeziehen des Riffhanges bei Aqaba würde die Artenzahl aus dieser Region beträchtlich erhöhen. Für einen Vergleich mit dem Testareal U-7 bei Aqaba sollte daher die mittlere Artenzahl der Sanganeb-Quadrate herangezogen werden. Danach ergibt sich eine Artenvielfalt (pro 25 m²) von 62 : 98 zugunsten von Aqaba.

Das jeweils eigene Besiedlungsmuster der Sanganeb-Quadrate ist nach Mergner & Schuhmacher (1985) hauptsächlich durch lokal wirkende hydrodynamische Einflüsse geprägt. Jedes einzelne Testquadrat unterscheidet sich erheblich vom Testareal U-7; am geringsten noch sind die Unterschiede in der Besiedlungsstruktur zwischen diesem und TQ I von der SW-Ecke des Sanganeb-Atolls. Um den Einfluß der Wasserbewegungsverhältnisse aus dem regionalen Vergleich herauszufiltern und damit den der temperaturbedingten Unterschiede herauszustellen, soll auch im folgenden das Testquadrat U-7 stets mit dem Mittelwert der vier Sanganeb-Quadrate verglichen werden.

Tabelle 3 bringt eine Übersicht über die wichtigsten Ergebnisse des Vergleiches zwischen den Testarealen von Aqaba und dem Sanganeb-Atoll. Sie betreffen vor allem Bedeckungsgrad, Koloniezahl und Koloniegröße, Diversitätsindex, Wuchsform und das Verhältnis von hermatypischen zu ahermatypischen Formen.

Insgesamt fanden sich im Testareal U-7 auf 25 m² Fläche nach der Revision 98 Cnidaria-Arten (+ 2 Varietäten). Ihnen stehen in jedem Sanganeb-Areal durchschnittlich 62 Arten gegenüber. Bei Aqaba sind es also fast 63 % mehr Arten pro Quadrat. Der Anteil riffbildender Steinkorallen an diesen Cnidaria betrug im U-7 34 Gattungen mit 72 Arten (+ 2 Varietäten), aber in den vier Testquadraten des Sanganeb-Atolls zusammen auch nur 35 Gattungen mit 89 Arten (+ 1 Varietät); die Werte liegen pro Sanganeb-

Tab. 3. Vergleich der Bedeckungsrate, Koloniezahl und Koloniegröße, Diversität und Wuchsformen der Cnidaria zwischen den gemittelten Werten der vier Sanganeb-Testareale und dem Aqaba-Areal U-7

Bodenbedeckung	Sanganeb TQ I-IV Mittelwerte	Aqaba Testareal U-7
Unbelebtes Substrat, Anteil an TQ (%)	46,89	56,42
Begleitbenthos, Anteil an TQ (%)	2,78	0,37
Cnidaria-Bewuchs, Anteil an TQ (%)	50,21	42,28
Summe: Substrat + Lebendbewuchs (%)	99,88	99,07
Cnidaria:		
Anzahl der Kolonien	666,25	2051
Koloniegröße in cm ²	189	52
Diversität H'	2,58	3,67
Evenness J	0,64	0,80
Scleractinia, Wuchsformen		
Verzweigte Arten, Anteil an TQ (%)	15,7	5,25
Massige Arten, Anteil an TQ (%)	14,4	10,02
Krustenförmige Arten, Anteil an TQ (%)	4,7	6,00
Hermatypische Arten, Anteil an TQ (%)	34,8	21,63
Ahermatypische Arten, Anteil an TQ (%)	15,4	20,62

Areal zwischen 19/44 und 26/55 – im Mittel bei nur 22 Gattungen mit knapp 46 Arten. Analog zu der Situation bei den Cnidaria allgemein übertrifft auch die Artendichte der Steinkorallen bei Aqaba diejenige am Sanganeb-Atoll um fast 64 %. Beiden Riffregionen, dem Testareal U-7 mit seinen 98 Cnidaria-Arten (+ 2 Varietäten) wie auch den vier Sanganeb-Arealen mit ihren 123 Arten (+ 1 Varietät), waren 55 Arten (+ 1 Varietät) gemeinsam, nämlich *Millepora exaesa*, *Tubipora musica*, 9 Alcyonaria- und 43 Scleractinia-Arten (+ 1 Varietät) sowie *Palythoa tuberculosa*. Von diesen 55 Arten (+ 1) kamen im Sanganeb-TQ I 39 Arten vor (davon 27 Scleractinia), in TQ II 40 + 1 (35), in TQ III 28 (20) und in TQ IV 21 (19).

Entsprechend der größeren Arten- und Koloniezahl auf gleich großer Fläche verändert sich von Süden nach Norden auch der Diversitätsindex: Auf die Koloniezahl bezogen, beträgt der Shannon-Wiener Index H' bei Aqaba 3,67 und am Sanganeb-Atoll im Mittel 2,58 (2,34 bis 2,77). Im Testareal U-7 ist also die Artenvielfalt pro Fläche deutlich erhöht.

Bei einem Vergleich der Bestandsbildung in beiden Riffregionen (vgl. Mergner & Schuhmacher, 1981, 1985) fällt auf, daß in den Testquadraten des Sanganeb-Atolls von 123 Cnidaria-Arten (+ 1 Varietät) immerhin 10 Arten (8 %) ansehnliche Bestände von annähernd einem Quadratmeter und darüber bilden, unter ihnen allein 3 *Acropora*- und 3 Alcyonaria-Arten. Im U-7 sind es dagegen nur 3 Alcyonaria-Arten (3 % des Artenbestandes). Kleinere Bestände mit etwa einem halben Quadratmeter Fläche finden sich im U-7 bei weiteren 6 Arten (1 Weichkoralle, 5 Steinkorallen) und am Sanganeb-Atoll bei weiteren 8 Arten (3 Weichkorallen, 5 Steinkorallen). Als Leitarten lassen sich im U-7 nur die beiden *Xenia*-Arten *macrospiculata* und *umbellata* mit ihren 232 und 202 Kolonien und Flächen von 1,42 und 1,28 m² bezeichnen. Daneben bringt es auch *Goniastrea*

pectinata auf 162 Kolonien, aber nur auf 0,42 m² Fläche. Alle anderen Arten liegen entweder bei der Koloniezahl oder der Siedlungsfläche weit unter diesen Werten.

Demgegenüber treten in den Sanganeb-Testarealen II bis IV eindeutige Leitarten hervor, die zugleich auch ausgeprägte biophysigraphische Zonen (zur Definition vgl. Mergner & Schuhmacher, 1974) bilden. Beim Testquadrat U-7 kann dagegen keine irgendwie geartete Zone charakterisiert werden, ähnlich wie bei TQ I am Sanganeb-Atoll, obwohl auch hier *Xenia macrospiculata* mit 216 Kolonien auf 3,9 m² Fläche einen ausgedehnten, aber in sich nicht geschlossenen Bestand aufweist. Wie weiter oben schon erwähnt, sind diese beiden Testareale, U-7 bei Aqaba und TQ I am Sanganeb-Atoll, noch am ehesten miteinander vergleichbar: Im Bereich ruhiger Wasserbewegung gelegen, zeigen nämlich beide Areale die höchste Anzahl an Arten und Kolonien mit nahezu gleichen Anteilen von Stein- und Weichkorallen, wobei *Xenia macrospiculata* die Leitart darstellt. Unter den Steinkorallen herrschen solche mit massigem Wuchs leicht vor, und unbelebtes Substrat macht relativ große Flächen aus (U-7: 56 %, TQ I: 53 %). Es kann hier darauf hingewiesen werden, daß die große Anzahl von *Xenia*-Kolonien nur durch die eingehende in situ-Untersuchung deutlich wurde; semi-quantitative Schätzmethode (z. B. Maragos, 1974) hätten die auf den ersten Blick unscheinbaren Bestände unterrepräsentiert.

Natürlich können die Zunahme der Arten- und Koloniezahl pro Fläche und damit die Vergrößerung der Artenvielfalt pro Bezugsfläche nur auf Kosten des unbelebten Restareals oder der Koloniegröße erfolgen. Da aber der Anteil des unbelebten Substrates (abgestorbener Korallenfels und Sandboden) im Testareal U-7 mit 14,2 m² (= 56,4 %) von 25 m² größer ist als der durchschnittliche Anteil am Sanganeb-Atoll mit 11,73 m² (= 46,9 %), kann sich die Artenvielfalt nur zu Lasten der Koloniegröße vergrößert haben: So beträgt letztere am Sanganeb-Atoll im Mittel 189 cm², im U-7 jedoch nur 52 cm², also weit weniger als ein Drittel – das allerdings bei mehr als dreifacher Koloniezahl; denn im Mittel wurden pro Sanganeb-Quadrat 662 Kolonien gezählt, im U-7 dagegen 2028. Bei den beiden wichtigsten Kategorien der Cnidaria herrschen vergleichbare Verhältnisse: Von den Alcyonaria stehen bei Aqaba 749 Kolonien auf durchschnittlich je 69 cm² Fläche den im Mittel 260 Kolonien am Sanganeb mit je 144 cm² Fläche gegenüber. Bei den Scleractinia sind es bei Aqaba 1247 Kolonien mit einer Durchschnittsgröße von 42 cm² Fläche und am Sanganeb-Atoll 336 Kolonien mit je 243 cm². Bei den Steinkorallen ist also die durchschnittliche Koloniefäche am Sanganeb-Atoll sechsmal größer als bei Aqaba, bei den Weichkorallen reichlich zweimal.

Von besonderem Interesse ist dabei die Frage, ob nur bestimmte Arten der Weich- und Steinkorallen in einer der beiden Riffregionen durchschnittlich größere Kolonien bilden oder auf die unterschiedlichen Lebensverhältnisse mit unterschiedlichen Koloniezahlen reagieren. Hierzu sollen von den gemeinsam vorkommenden 9 Alcyonaria-Arten 4 zur Überprüfung herangezogen werden, von den 43 Scleractinia-Arten (+ 1 Var.) entsprechend 21 Arten, hingegen bleiben Arten mit zu geringen vergleichbaren Beständen unberücksichtigt. Tabelle 4 vergleicht Koloniegröße und Kolonieanzahl zwischen dem Testareal U-7 (jeweils linke Zahlenkolonne) und den Durchschnittswerten der vier Sanganeb-Areale (rechte Zahlenkolonne). Die nicht berücksichtigten Arten mit zu geringen Koloniezahlen lagen durchweg auf der Linie der sich in Tabelle 4 abzeichnenden Tendenz:

Im Verhältnis zwischen der Anzahl der Kolonien im Testareal U-7 und der mittleren

Tab. 4. Vergleich der Koloniegroße und Koloniezahl zwischen dem Testareal U-7 bei Aqaba (jeweils linke Zahlenkolonne) und den Mittelwerten der vier Sanganeb-Areale (jeweils rechte Zahlenkolonne)

Species	Mittelwerte	
	Koloniegroße U-7 : I-IV	Koloniezahl U-7 : I-IV
<i>Parerythropodium fulvum</i> (7)	1 : 2,26	3,87 : 1
<i>Sarcophyton ehrenbergi</i> (8)	1,92 : 1	2,66 : 1
<i>Xenia macrospiculata</i> (26)	1 : 2,15	2,28 : 1
<i>Xenia umbellata</i> (27)	1,54 : 1	25,25 : 1
<i>Stylophora pistillata</i> (36)	1 : 1,38	11,39 : 1
<i>Seriatopora hystrix</i> (38)	1 : 2,25	1 : 2,75
<i>Acropora hemprichi</i> (45)	1 : 14,53	1 : 2,08
<i>Acropora humilis</i> (46)	1 : 8,11	1 : 1
<i>Acropora variabilis</i> (51)	1 : 3,55	6,74 : 1
<i>Montipora meandrina</i> (56)	1 : 5,38	31,00 : 1
<i>Montipora venosa</i> (60)	1 : 1,46	2,67 : 1
<i>Pavona varians</i> (67)	1 : 1,93	3,22 : 1
<i>Porites lutea</i> (80)	1 : 5,95	1 : 1,75
<i>Favia laxa</i> (86)	1 : 2,47	5,60 : 1
<i>Favia stelligera</i> (90)	1 : 7,70	2,40 : 1
<i>Goniastrea pectinata</i> (97)	1 : 3,06	9,82 : 1
<i>Goniastrea retiformis</i> (98)	1 : 5,12	6,35 : 1
<i>Leptastrea bottae</i> (103)	1 : 5,33	38,67 : 1
<i>Leptastrea transversa</i> (105)	1 : 3,55	11,00 : 1
<i>Cyphastrea chalcidicum</i> (106)	1 : 2,67	1,88 : 1
<i>Cyphastrea microphthalma</i> (107)	1 : 1,97	27,00 : 1
<i>Echinopora gemmacea</i> (109)	1 : 7,75	1,71 : 1
var. <i>fruticulosa</i> (110)	1 : 13,71	6,40 : 1
<i>Galaxea fascicularis</i> (113)	1 : 5,63	1 : 1,17
<i>Lobophyllia corymbosa</i> (115)	1 : 20,26	1 : 10,75

Anzahl aus den vier Sanganeb-Arealen überwiegt fast durchweg die am U-7 ermittelte Koloniezahl. Sie übertrifft teilweise, so bei *Xenia umbellata*, *Montipora meandrina*, *Leptastrea bottae* und *Cyphastrea microphthalma*, die Werte vom Sanganeb-Atoll um mehr als das Zwanzigfache. Nur wenige Arten, insgesamt 5 von 25, sind dort wiederum häufiger vertreten, meist nur bis zum Dreifachen. Lediglich *Lobophyllia corymbosa* macht hierin eine Ausnahme und ist am Sanganeb-Atoll fast elfmal häufiger als im U-7. Da *Lobophyllia* offensichtlich strömendes Wasser bevorzugt und stärkere Vertikalbewegung meidet, kommt sie auch von den Sanganeb-Quadraten fast nur im TQ II vor, dort allerdings dann mehr als vierzigmal so häufig als im U-7.

In der linken Spalte von Tabelle 4 stehen sich die Koloniegroßen von U-7 und den Mittelwerten aus den vier Sanganeb-Arealen gegenüber. Wiederum zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Riffregionen: Mit Ausnahme von nur zwei Alcyonaria-Arten (*Sarcophyton ehrenbergi*, *Xenia umbellata*) sind die Kolonien gleicher Arten am Sanganeb-Atoll deutlich größer als im U-7.

Besonders auffällig ist die offensichtlich durch die günstigen Umweltbedingungen gesteigerte Wüchsigkeit bei den verzweigten *Acropora hemprichi*, *A. humilis*, *Echino-*

pora gemmacea var. *fruticulosa* und der krustenförmig wachsenden Normalform *E. gemmacea*, sowie bei den massigen *Favia stelligera* und *Lobophyllia corymbosa*. Von diesen treten *A. hemprichi* und *L. corymbosa* in den Sanganeb-Arealen sowohl durch erheblich größere Koloniezahl als auch durch bedeutendere Koloniegröße gegenüber dem Aqaba-Areal hervor. Beide Arten werden offensichtlich durch den im Vergleich zu Aqaba wesentlich intensiveren Wasseraustausch begünstigt (vgl. Mergner & Schuhmacher, 1985).

DISKUSSION

Nach Scheer (1984) zählt das mittlere Rote Meer zu den Zentren der Korallenvielfalt im Indopazifik. Ob diese zum nördlichen Golf von Aqaba, dem äußersten Vorposten des Riffgürtels im Bereich des Indischen Ozeans, merklich reduziert ist, darauf gibt der Vergleich der Artenbestände riffbildender Steinkorallen (hinsichtlich Weichkorallen liegen keine entsprechenden Daten vor) keine eindeutige Antwort. Wie einleitend ausgeführt wurde, ist der zur Zeit bekannte Artenbestand an Riffkorallen im ausgedehnten Riffgebiet vor der sudanesischen Küste unwesentlich höher als am Nordende des Golfes von Aqaba (51 : 48 Gattungen mit jeweils ungefähr 120–130 Arten). Welche Rückschlüsse ergeben sich dann aus der flächenbezogenen quantitativen Analyse des Korallenbestandes aus beiden Regionen?

Der Vergleich des Aqaba-Quadrates mit dem „gemittelten“ Sanganeb-Quadrat zeigt für das Nordende des Roten Meeres eine höhere Artendichte, Koloniezahl und damit Diversität pro Bezugsfläche, aber eine geringere Koloniegröße als im mittleren Roten Meer (Tab. 3 und 4). Im Aqaba-Testareal U-7 wurden 2059 Kolonien von 98 Arten (+ 2 Varietäten) (104 Arten vor der Revision) mit einem Diversitätsindex hinsichtlich der Koloniezahl von $H' = 3,67$ festgestellt (Mergner & Schuhmacher, 1981). Dieser Index stellt einen aus Korallenriffbiotopen bisher noch nicht erhobenen Höchstwert dar. Die für die Sanganeb-Quadrate ermittelten Indices betragen demgegenüber im Mittel 2,58 (2,34 bis 2,77). Das bedeutet, daß vom mittleren Roten Meer mit seinen optimalen Entwicklungsbedingungen für Riffkorallen zum Nordende des Meeres mit nur noch suboptimalen Bedingungen (nahe der Existenzgrenze für Riffkorallen) die Artendichte, Koloniezahl und -diversität nicht fallen, sondern sogar ansteigen. Bei diesem Vergleich ist allerdings zu berücksichtigen, daß der Shannon-Wiener Index rein numerisch mit der absoluten Artenzahl steigt (Webb, 1974); daher sollte der Aqaba-Wert, der auf einer um 63 % höheren Artenzahl als der Sanganeb-Wert beruht, nicht überinterpretiert werden.

Beim Vergleich der Evenness J (nach Pielou, 1966) ergibt sich ein ähnliches Bild. Der Wert liegt für Aqaba mit $J = 0,80$ deutlich über dem entsprechenden Mittelwert von Sanganeb mit 0,64 (0,56 bis 0,70). Da sich Pielous Formel zur Erfassung der Evenness auf den Shannon-Wiener Index stützt, ist allerdings auch hier eine direkte Relation zwischen dem Wert J und dem zugrunde liegenden Artenumfang gegeben (vgl. Alatalo, 1981).

Korallenwachstum ist temperaturabhängig (z. B. Weber & White, 1974). Unter den günstigen Temperaturbedingungen des mittleren Roten Meeres, dessen Jahresmittel 5°C über dem des nördlichen Golfes von Aqaba liegt (Abb. 1), können raschwüchsige oder auf andere Weise konkurrenzstarke Arten große Kolonien und ausgedehnte Bestände bilden. Pro Flächeneinheit vermindert sich damit zwangsläufig die Artenzahl und -diversität. Aber auch bei verlangsamtem Wachstum, wie es bei Aqaba offensicht-

lich der Fall ist, sollte es am Ende zur Dominanz relativ weniger, bestangepaßter Arten kommen. Wenn dieser Zustand offenbar nicht erreicht wird, sondern bei anscheinend reichlich Siedlungsfläche (ca. 30 % Fläche ist unbewohnter Korallenfels) ein breites Spektrum von Cnidaria Fuß faßt, muß nach Gründen gefragt werden, die das Zustandekommen einer wenig diversen Gemeinschaft standortangepaßter Arten verhindert.

Von den verschiedenen Hypothesen, die Gesetzmäßigkeiten in der Entwicklung von Diversitätsmustern aufzudecken suchen, ist zunächst die „intermediate disturbance hypothesis“ (Connell, 1978) zu nennen. Hier wird aufgezeigt, wie eine Gemeinschaft in ihrer Sukzession auf ein wenig diverses Endstadium hin beständig durch Störungen und Katastrophen zurückgeworfen und damit langfristig in der relativ hoch diversen Zwischenphase zwischen Pionier- und Endstadium gehalten wird. Connell führte das Korallenriff und den tropischen Regenwald als Belegbeispiele für seine Hypothese an.

Welche Störungen wirken nun auf das Testquadrat U-7 bei Aqaba ein und halten seine Diversität hoch? Die Temperatur ist zwar im Winter mit etwa 21 °C niedrig, aber doch beständig über dem Existenzminimum von Riffkorallen. Denn das Wasser im Golf wird ständig umgewälzt und ist dabei bis in die Tiefe homogenisiert – bis 1800 m fällt die Temperatur nicht unter 20,9 °C (Klinker et al., 1976). Flache Rifflagunen können zwar im Winter auf 15 °C (Mergner & Svoboda, 1977) abkühlen – und dieses Wasser verhindert offensichtlich auch Korallenaufwuchs in den canyonartigen Rücklaufkanälen des Lagunensaumriffes südlich des hier in Rede stehenden Untersuchungsgebietes (Mergner & Schuhmacher, 1974) – es ist aber auszuschließen, daß derart abgekühltes Wasser noch das Testquadrat U-7 in 10 m Tiefe 70 m vor der Riffkante erreicht.

Eine Gefährdung der Korallen im Areal U-7 liegt allerdings in der nur schwach geneigten Lage des Areals im noch mäßig abfallenden mittleren Vorriff begründet. Die Sanganeb-Areale befinden sich hingegen alle auf einem mehr oder weniger steilen Riffhang. Gelegentlich auftretende Sedimentbelastungen – im Quadrat U-7 durch Sturmbewegungen aufgewirbelter Sand aus den umliegenden Vertiefungen und durch Strömung verfrachteter Sand von nahegelegenen Hafengebäuden – können die Kolonien nachhaltig schädigen. „Glatzenartig“ abgestorbene Scheitel massiger Kolonieformen weisen hierauf hin (Abb. 4). Der kahle Korallenfels ermöglicht Algenaufwuchs, der Diademseeigeln als Weide dient. Wohl nicht zuletzt aufgrund des guten Nahrungsangebotes und auch wegen der flachen Erstreckung des Testquadrates U-7 war die Individuendichte von *Diadema setosum* hier um ein Mehrfaches größer als in den Sanganeb-Quadraten. Dort kann neben der relativ steilen Lage der Quadrate auch ihre teilweise Exposition zu heftiger Wasserbewegung eine nennenswerte *Diadema setosum*-Besiedlung verhindert haben. Wie bei Mergner & Schuhmacher (1981) schon ausgeführt, sind ältere Kolonien nicht selten durch abgestorbene Stellen in einzelne, selbständig weiterwachsende Fragmente unterteilt. Dazwischen können sich neue andere Kolonien angesiedelt haben (Abb. 4). Die Fragmente mußten in der diesem Vergleich zugrunde liegenden Erhebung als getrennte Kolonien gezählt werden; sie haben zusätzlich zu dem hohen Diversitätsindex beigetragen.

Die Darlegung der lokalen Situation von Testquadrat U-7 unterstützt die Erklärung, warum immer wieder Platz für die Ansiedlung einer großen Artenvielfalt bereitsteht und warum die Koloniezahl hoch, die Koloniegröße jedoch klein ist. Die Frage bleibt jedoch, ob nicht die Sanganeb-Quadrate prinzipiell denselben Risiken unterworfen sind.

Auch sie weisen einen unbesiedelten Hartbodenanteil von 38,83 % (TQ II) bis

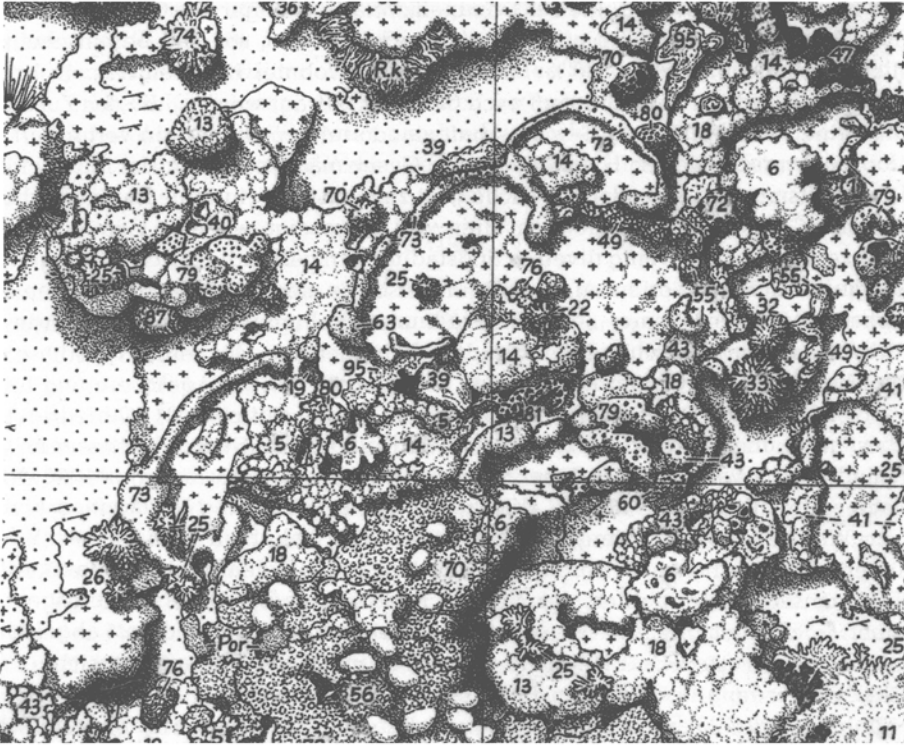


Abb. 4. Ausschnitt aus dem Testareal U-7 bei Agaba (Einzelquadrate II d und III d) mit oberseitig durch Sedimentation und *Diadema*-Beweidung abgestorbener Kolonie von *Favia stelligera* (Nr. 73). Die mikroatollartigen lebenden Randpartien entwickeln sich als einzelne Kolonien weiter

45,73 % (TQ I) auf. Anstelle von Diademseeigeln werden vornehmlich herbivore Fische wie *Pomacentrus lividus* und *Acanthurus sohal* (Vine, 1974) den Algenaufwuchs ab. Bei TQ I, das auf der Leeseite eines breiten Riffdaches liegt, kann erwartet werden, daß gelegentlich bei Sturm erhebliches Sedimentmaterial vom Riffdach aufgewirbelt und auf die Testquadratflächen abgelagert wird. Bei TQ III, ebenfalls im Lee des Riffdaches gelegen, ist dies jedoch wegen der senkrechten bis überhängenden Arealfläche nicht möglich. Tatsächlich waren entsprechende Hinweise auch nicht festzustellen. Die hydrodynamisch exponierten Quadrate, besonders TQ IV, erleiden sicher bei Sturmbrandungen Schäden. Da bei unserer Untersuchung allerdings Spuren einer besonders heftigen Störeinwirkung nicht zu bemerken waren, ist anzunehmen, daß Schäden im Rahmen bleiben und rasch wieder durch Regeneration und Neuansiedlung ausgeglichen werden.

Weichkorallen behindern den Aufwuchs von Steinkorallen. Sie schatten die Steinkorallenpolypen von Licht- und Wasserströmung ab, bringen sie zum Absterben und überziehen das tote Skelett (Schuhmacher, 1975). Besonders *Xenia*-Rasen können sich zu Lasten von Steinkorallen rasch ausdehnen, die Kolonien sterben dann aber – ohne erkennbaren Grund – ebenfalls ab, verschwinden völlig und hinterlassen kahlen Korallenfels.

Je nach Standort sind es also andere Einflüsse, welche die Entwicklung zu einer von wenigen Arten beherrschten Gemeinschaft aufhalten. Das Besetzen freier Flächen durch die Siedlungsgemeinschaft erfolgt allerdings bei Aqaba und Sanganeb unterschiedlich schnell. Hier spielt nun doch die unterschiedliche Wassertemperatur eine Rolle. Wegen der Temperaturabhängigkeit des Korallenwachstums können Regeneration und Wiederbesiedlung langsamer oder schneller erfolgen. Unter der Annahme, daß Rückschläge in der Sukzession zum Endzustand mit gleicher Häufigkeit auftreten, sollte die geringere Regenerationsgeschwindigkeit bei Aqaba eine längere Phase höherer Diversität bedingen als im mittleren Roten Meer, wo eine solche Phase durch das relativ rasche Ausbreiten angepaßter Arten eher begrenzt wird. Wenn nun – was sehr wahrscheinlich ist – die Häufigkeit (unvorhersehbarer) widriger Einflüsse auf die Korallengemeinschaft im nördlichen Golf von Aqaba größer als im mittleren Roten Meer ist, wird in ersterem eine höhere Diversität beständig aufrecht erhalten.

Auch das "dynamic equilibrium model" von Huston (1979) sieht dann die höchste Diversität vor, wenn eine Gemeinschaft noch nicht einen durch interspezifische Konkurrenz bestimmten Gleichgewichtszustand erreicht hat. Ca. 30–45 % freier, potentiell besiedelbarer Korallenfels in beiden Untersuchungsgebieten deuten zwar darauf hin, daß zumindest theoretisch die Kapazitätsgrenze der Testflächen noch nicht erreicht ist. Tatsächlich erfordert aber der ständige Umschlag der Bestände, z. B. infolge abiotischer Faktoren, *Diadema*-Überweidung, *Xenia*-Verdrängung, notwendigerweise einen gewissen Flächenspielraum. Dabei werden freie Areale durch *Diadema*-Einfluß sicher länger offen gehalten als infolge vorübergehender *Xenia*-Überwachsung. Diese Dynamik kann allerdings nur durch eine Langzeituntersuchung erfaßt werden. Nach Hustons für Korallenriffe noch einmal speziell dargelegten Hypothese (1985) wird die Diversität entscheidend durch das Verhältnis zwischen Häufigkeit von Störeinflüssen und Wachstumsrate der betroffenen Korallen bestimmt. Der Vergleich zwischen Aqaba und Sanganeb belegt nun Hustons Postulat, daß langsames Wachstum das Stadium "drückender" und damit Artendiversität reduzierender Raumkonkurrenz auf einen (ggf. unendlich) späten Zeitpunkt verschiebt.

Loya (1972) fand, daß zwischen Riffdach und 40 m Tiefe Artenzahl und Diversität der hermatypischen Steinkorallen mit der Tiefe zunahm. Offensichtlich erlaubt die unter suboptimalen Lichtbedingungen verringerte interspezifische Konkurrenz das Nebeneinander von mehr Arten als unter optimalen Lichtbedingungen. Artenzahl und Diversität sinken erst bei Annäherung an die lichtbedingte Existenzgrenze der Zooxanthellen-haltigen Korallen, die bei manchen Arten erst in ca. 100 m Tiefe liegt (Fricke & Schuhmacher, 1983). Analog zur bathymetrischen Verteilung von Artenzahl und Diversität ist das hier untersuchte latitudinale Verbreitungsmuster der Rifff Korallen zu sehen. Statt Lichtangebot ist die Temperatur der variierte Faktor. In beiden Fällen wird unter suboptimalen Bedingungen Artenvielfalt und Diversität gefördert.

Eine Generalisierung der vorliegenden Befunde lautet etwa so: Im Roten Meer geht mit der Verschlechterung der Temperaturbedingungen zum nördlichen Randbereich hin eine Zunahme der flächenbezogenen Artenvielfalt und Diversität der Korallen einher, während Temperaturerhöhung und andere Verbesserungen ihrer Lebensbedingungen gegen das Verbreitungszentrum hin das Dominieren von relativ wenigen Arten fördern.

Diese Hypothese ist in anderen Riffgebieten noch auf ihre Allgemeingültigkeit zu

überprüfen. Sie muß nicht der bekannten Vorstellung einer Abnahme der Artenzahl der Riffkorallen gegen den Rand ihres Verbreitungsgebietes widersprechen. Rosen (1981) führt für den Indischen Ozean aus, daß Zooxanthellen-haltige Korallen bei einer geographischen Breite von ca. 30°N und 30°S einen "steep diversity rise" zeigen, der sich gedämpft, aber mehr oder weniger stetig, äquatorwärts fortsetzt. Diese grobe, nämlich nur auf absoluten Gattungszahlen beruhende Abschätzung der Diversitätszunahme trifft (in abgeschwächter Form) auch auf das Rote Meer zwischen 29° 30' und 20°N zu. Sie sagt aber nichts über die Artenzahl pro Fläche und ihre Äquität (evenness) aus.

Die hohe Artenzahl und Diversität der Riffkorallen bei Aqaba weisen ferner darauf hin, daß am Nordende des Golfes von Aqaba die physiologische Existenzgrenze für das Gros der Rotmeer-Korallen noch nicht erreicht ist. Würde sich der Golf weiter nach Norden fortsetzen, würde die temperaturbedingte Grenze des Riffvorkommens sicherlich nördlich von Eilat und Aqaba liegen. Damit unterscheidet sich der nördlichste Riffvorposten deutlich von seinen südlichen Pendants im Indischen Ozean. Inhaca Island (bei 26°S vor der ostafrikanischen Küste) gilt als südlichstes Riffvorkommen im westlichen Indischen Ozean. Hier wurden noch 35 Gattungen von Riffkorallen festgestellt (MacNae & Kalk, 1969). Die südlichsten Riffe des Indischen Ozeans überhaupt befinden sich allerdings auf dem westaustralischen Schelf bei den Houtman Abrolhos-Inseln. Dieser Archipel zwischen 28° und 29°S (60 km vor der Küste) beherbergt noch 37 Gattungen von Riffkorallen (Wilson & Marsh, 1980; Johannes et al., 1983), während auf ungefähr gleicher geographischer Länge vor SW-Sulawesi (Celebes) bei 5°S 78 Gattungen und Untergattungen erfaßt worden sind (Moll, 1983). Die Wassertemperatur variiert bei den Houtman Abrolhos-Inseln im Jahr zwischen 26° und 18 °C. Hier ist die Grenze des Riffvorkommens tatsächlich temperaturbedingt. Der Vergleich der beiden Riffaußenposten bestätigt auch, daß der biogeographische Äquator nordwärts verschoben ist (Böhnecke, 1936; zit. in Stehli & Wells, 1971).

In den Benthosgemeinschaften von Houtman Abrolhos geben die Korallen ihre dominierende Stellung an Makroalgen ab (z. B. *Ecklonia radiata*). Trotz oder – im Licht der vorangegangenen Diskussion – wahrscheinlich auch wegen der Konkurrenz von Tangen stellen Johannes et al. (1983) fest: "Coral diversity is exceptionally high". Diese zunächst qualitative Aussage sollte durch eine quantitative Analyse untermauert werden. Mit ihr ergäbe sich eine hervorragende Gelegenheit, die Besiedlungsstruktur der Riffgemeinschaften in dieser Randlage mit solchen weiter nördlich zu vergleichen und neben die vorliegende Vergleichsuntersuchung aus dem Roten Meer zu stellen. Denn zur weiteren Untersuchung der Randlagebedingungen ist ein zusammenhängendes Riffgebiet in Nordsüd-Erstreckung mit durchgängigen Faktorengradienten besser geeignet als isolierte Riffaußenposten, wie Bermuda und die Hawaii-Inseln, bei denen eine durch die Insellage bedingte Artenverarmung zusätzlich zu berücksichtigen wäre.

Danksagungen. Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die finanzielle Unterstützung unseres Sanganeb-Projektes, unseren beiden Mitarbeitern cand.rer.nat. F. Nobbe und L. Schillak (Ruhr-Universität Bochum) für ihren engagierten Einsatz bei der Durchführung der Forschungsreise, bei der Erfassung der ökologischen Daten und Belegstücke sowie bei der ständigen Wartung des Gerätes, ferner dem National Council for Research and Technical Development, Khartoum, für die Genehmigung unserer Untersuchungen und der erforderlichen Aufsammlungen, dem Direktor des Institute of Oceanography Port Sudan, Professor Dr. J. Schroeder, und seinen Mitarbeitern für ihre stetige Hilfsbereitschaft, und der Besatzung des Sanganeb-Leuchtturmes für

ihre Gastfreundschaft. Bei der Auswertung der Untersuchungsergebnisse haben in dankenswerter Weise Herr H. Löseke durch Erstellen der Datentabellen mitgewirkt. Schließlich möchten wir den Kollegen unseren besonderen Dank übermitteln, die taxonomisch schwierige Belegexemplare bestimmten oder unsere Determinationen überprüfen: Dr. J. Verseveldt (Alcyonaria), Dr. G. Scheer und Dr. M. Wijsman-Best (Scleractinia). Ein unbekannter Gutachter bereicherte die Diskussion durch wertvolle Hinweise.

LITERATUR

- Alatalo, R. V., 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. – *Oikos* **37**, 199–204.
- Barnes, D. J. & Taylor, D. L., 1973. In situ studies of calcification and photosynthetic carbon fixation in the coral *Montastrea annularis*. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **24**, 284–291.
- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science*, N. Y. **199**, 1302–1310.
- Crossland, C., 1907. Reports on the marine biology of the Sudanese Red Sea. IV. The recent history of the coral reefs of the mid-west shores of the Red Sea. – *J. Linn. Soc.* **31**, 14–30.
- Crossland, C., 1935. Coral faunas of the Red Sea and Tahiti. – *Proc. zool. Soc. Lond.* **1935**, 499–504.
- Crossland, C., 1938. The coral reefs at Ghardaqa, Red Sea. – *Proc. Zool. Soc. Lond. (A)* **108**, 513–521.
- Crossland, C., 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.
- Ehrenberg, C. G., 1834a. Beiträge zur physiologischen Kenntniss der Corallenthiere im allgemeinen, und besonders des rothen Meeres, nebst einem Versuch zur physiologischen Systematik derselben. – *Phys. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin* **1832**, 225–380.
- Ehrenberg, C. G., 1834b. Über die Natur und Bildung der Corallenbänke des rothen Meeres. – *Phys. Abh. Kgl. Akad. Wiss. Berlin* **1832**, 381–432.
- Forskål, P., 1775. *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium, quae in itinere orientali observavit Petrus Forskal*. Ed.: Carsten Niebuhr.
- Fricke, H. W. & Schuhmacher, H., 1983. The depth limits of Red Sea stony corals: an ecophysiological problem. – *Mar. Ecol.* **4**, 163–194.
- Glynn, P. W., 1973. Aspects of the ecology of coral reefs in the Western Atlantic Region. In: *Biology and geology of coral reefs*. Ed. by O. A. Jones & R. Endean. Acad. Press, New York, **1**, 271–324.
- Head, S. M., 1980. The ecology of corals in the Sudanese Red Sea. Thesis, Cambridge Univ., 471 pp.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. – *Am. Nat.* **113**, 81–101.
- Huston, M., 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. – *A. Rev. Ecol. Syst.* **16**, 149–177.
- Hulings, N. C., 1979. Currents in the Jordan Gulf of Aqaba. – *Dirasat* **6**, 21–33.
- Johannes, R. E., Wiebe, W. J., Crossland, C. J., Rimmer, D. W. & Smith, S. V., 1983. Latitudinal limits of coral reef growth. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **11**, 105–111.
- Klinker, J., Reiss, Z., Kropach, C., Levanon, I., Harpaz, H., Halicz, E. & Assaf, G., 1976. Observations on the circulation pattern in the Gulf of Eilat (Aqaba), Red Sea. – *Israel J. Earth Sci.* **25**, 85–103.
- Klunzinger, C. B., 1872. Zoologische Excursion auf ein Korallenriff des Rothen Meeres bei Kossér. – *Z. Ges. Erdk. Berlin* **7**, 20–56.
- Klunzinger, C. B., 1877. Die Korallthiere des Rothen Meeres. 1: Die Alcyonarien und Malacodermen. Gutmann, Berlin, 98 pp.
- Klunzinger, C. B., 1879a. Die Korallthiere des Rothen Meeres. 2: Die Steinkorallen. 1: Madreporaceen und Oculinaceen. Gutmann, Berlin, 88 pp.
- Klunzinger, C. B., 1879b. Die Korallthiere des Rothen Meeres. 3: Die Steinkorallen. 2: Astreaeaceen und Fungiaceen. Gutmann, Berlin, 100 pp.
- Kühlmann, D., 1983. The composition and ecology of deep-water coral associations. – *Helgoländer Meeresunters.* **36**, 183–204.
- Loya, Y., 1972. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. – *Mar. Biol.* **13**, 100–123.
- Loya, Y. & Slobodkin, L. B., 1971. The coral reefs of Eilat (Gulf of Eilat, Red Sea). – *Symp. zool. Soc. Lond.* **28**, 117–139.
- Macnae, W. & Kalk, M., 1969. A natural history of Inhaca Island, Moçambique. Witwatersrand Univ. Press, Johannesburg, 163 pp.

- Maragos, J. E., 1974. Coral communities on a seaward reef slope, Fanning Island. – *Pacif. Sci.* **28**, 257–278.
- Mergner, H., 1984. The ecological research on coral reefs of the Red Sea. – *Deep Sea Res. (A)* **31**, 855–884.
- Mergner, H. & Schuhmacher, H., 1974. Morphologie, Ökologie und Zonierung von Korallenriffen bei Aqaba (Golf von Aqaba, Rotes Meer). – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **26**, 238–358.
- Mergner, H. & Schuhmacher, H., 1981. Quantitative Analyse der Korallenbesiedlung eines Vorriff-areals bei Aqaba (Rotes Meer). – *Helgoländer Meeresunters.* **34**, 337–354.
- Mergner, H. & Schuhmacher, H., 1985. Quantitative Analyse von Korallengemeinschaften des Sanganeb-Atolls (mittleres Rotes Meer) I. Die Besiedlungsstruktur hydrodynamisch unterschiedlich exponierter Außen- und Innenriffe. – *Helgoländer Meeresunters.* **39**, 375–417.
- Mergner, H. & Svoboda, A., 1977. Productivity and seasonal changes in selected reef areas in the Gulf of Aqaba (Red Sea). – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **30**, 383–399.
- Moll, H., 1983. Zonation and diversity of Scleractinia on reefs off S. W. Sulawesi, Indonesia. Thesis, Leiden, 106 pp.
- Pielou, E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. – *J. theor. Biol.* **13**, 131–144.
- Rosen, B. R., 1971. The distribution of reef coral genera in the Indian Ocean. – *Symp. zool. Soc. Lond.* **28**, 263–299.
- Rosen, B. R., 1981. The tropical high diversity enigma – the corals' – eye view. In: Chance, change and challenge. Ed. by P. L. Forey. Cambridge Univ. Press, London, 103–129.
- Scheer, G., 1971. Coral reefs and coral genera in the Red Sea and Indian Ocean. – *Symp. zool. Soc. Lond.* **28**, 329–367.
- Scheer, G., 1984. The distribution of reef-corals in the Indian Ocean with a historical review of its investigation. – *Deep Sea Res. (A)* **31**, 885–900.
- Scheer, G. & Pillai, C. S. G., 1983. Report on the stony corals of the Red Sea. – *Zoologica, Stuttgart* **133**, 1–198.
- Schuhmacher, H., 1975. Die Rolle der Weichkorallen (Alcyonacea, Octocorallia) – innerhalb der Riffbiozönosen des Roten Meeres und des australischen Großen Barriereriffs. – *Verh. dt. zool. Ges.* **67**, 380–384.
- Stehli, F. G. & Wells, J. W., 1971. Diversity and age patterns in hermatypic corals. – *Syst. Zool.* **20**, 115–126.
- Svoboda, A., 1978. In situ monitoring of oxygen production and respiration in Cnidaria with and without zooxanthellae. In: Physiology and behaviour of marine organisms. Ed. by D. S. McLusky & A. J. Berry. Pergamon Press, Oxford, 75–82.
- Vine, P. J., 1974. Effects of algal grazing and aggressive behaviour of the fishes *Pomacentrus lividus* and *Acanthurus sohal* on coral-reef ecology. – *Mar. Biol.* **24**, 131–136.
- Vine, P. J. & Vine, M. P., 1980. Ecology of Sudanese coral reefs with particular reference to reef morphology and distribution of fishes. – *Proc. Symp. Coastal and Marine Environment of the Red Sea, Gulf of Aden and Tropical Western Indian Ocean, Khartoum* **1**, 88–140.
- Webb, D. J., 1974. The statistics of relative abundance and diversity. – *J. theor. Biol.* **43**, 277–291.
- Weber, J. N. & White, E. W., 1974. Activation energy for skeletal aragonite deposited by the hermatypic scleractinian coral *Platygyra*. – *Mar. Biol.* **26**, 353–359.
- Wells, J. W., 1954. Recent corals of the Marshall Islands. – *Prof. Pap. U. S. Geol. Surv.* **260-I**, 385–486.
- Wijsman-Best, M., 1977. Indo-Pacific coral species belonging to the subfamily Montastreinae Vaughan & Wells, 1943 (Scleractinia – Coelenterata) Part I. The genera *Montastrea* and *Plesiastrea*. – *Zoöl. Meded.* **52**, 81–97.
- Wijsman-Best, M., 1980. Indo-Pacific coral species belonging to the subfamily Montastreinae Vaughan & Wells, 1943 (Scleractinia – Coelenterata) Part II. The genera *Cyphastrea*, *Leptastrea*, *Echinopora* and *Diploastrea*. – *Zoöl. Meded.* **55**, 235–263.
- Wilson, B. R. & Marsh, L. M., 1980. Coral reef communities at the Houtman Abrolhos, Western Australia, in a zone of biogeographic overlap. – *Proc. Int. Symp. Mar. Biogeogr. Southern Hemisphere*, 259–278.