

Die Kompensationstheorie als Grundlage zum Verständ- nis der Korallenriffbildung

Dietrich H. H. Kühlmann

Vortrag gehalten am 16. Juni 1993

1. Bisherige Theorien zur Korallenriffgenese

Die Korallenriffe der tropischen Meere haben bereits zu Zeiten der großen Entdeckungsreisen die besondere Aufmerksamkeit der Europäer auf sich gezogen. So kam es, daß CHARLES DARWIN 1837 seine Korallenriff-Entstehungstheorie entwickeln konnte, ohne Korallenriffe je zuvor selbst gesehen zu haben, indem er auf die Kenntnisse anderer Forscher zurückgriff und dieselben in genialer Weise kombinierte. Diese induktiv erworbenen Detailkenntnisse waren im wesentlichen folgende:

1. PEYSSONNEL wies 1752 als erster an Hand der Roten Koralle nach, daß Korallen nicht, wie man früher glaubte, Pflanzen oder Mineralien sondern

Tiere sind, die ein Kalkskelett bilden.

2. GEORG FORSTER (1772-1775) meinte, Steinkorallen seien "Würmer", die in großen Mengen Kalk abscheiden und auf diese Weise Korallenriffe aufbauen. Als "Würmer" wurden damals viele wirbellose Tiere bezeichnet.

3. ALEXANDER VON HUMBOLDT vermutete 1806, die ringförmigen Korallenriffe seien den Kraterrändern im Meer versunkener Vulkane aufgewachsen, womit er zwei wichtige Fakten feststellte, nämlich, daß Vulkane absinken können und daß Riffe nach oben wachsen.

4. ADELBERT VON CHAMISSO beobachtete 1821, daß die riffbildenden Korallen im oberflächennahen, bewegten Wasser besonders üppig gedeihen.

DARWIN kombinierte und resumierte 1837 alle genannten Details in einer Theorie zur Entstehung der Korallenriffe, seiner bekannten Senkungstheorie (Subsidence Theory). Diese beinhaltet den optimalen Korallenwuchs im durchlichteten und bewegten Oberflächenwasser und die sich bei starker Calciumcarbonatskelett-Produktion im Flachwasser bildenden Saumriffe. Sinkt dann der Untergrund langsam ab, erhalten sich die lebenden Korallenriffe die Nähe zur Wasseroberfläche indem sie ihre Kolonien infolge ihrer enormen Kalkproduktion beständig weiter nach oben wachsen lassen, um auf diese Weise das Absinken zu kompensieren. Bei sich vergrößerndem Abstand vom Festland oder von Inseln entstehen jetzt Wall- oder Barriereriffe. Verschwindet

ein Inselkern gänzlich unter Wasser, bleibt ein ringförmiges Riff, das Atoll, zurück. Zusätzliche sekuläre Einflüsse hatte DARWIN zwar vage vermutet, doch waren die glazial abhängigen Meeresspiegelschwankungen damals noch nicht nachgewiesen. So trifft die Senkungstheorie zwar für viele Riffe zu, jedoch äußerte DARWIN selbst hinsichtlich der Genese und Klassifikation der westindischen Korallenriffe starke Bedenken und Zweifel.

Deshalb wurde für dieses Gebiet die "Theorie der gehemmten und verzögerten Korallenriffbildung" entwickelt (KÜHLMANN 1970), die sowohl die Kleinheit der dortigen Bankriffe als auch ihre Trennung von der betreffenden Mutterinsel durch eine flache Lagune durch den ungehemmt wirkenden, durch keine Gebirgsketten abgebremsten Glazialeinfluß, durch Auskältung und Absenkung des Meerwassers südlich von Nordamerika, erklärt. Diese Theorie ist wahrscheinlich nur für die mittelamerikanischen Bankriffe gültig, eventuell auch für Bankriffe im nordöstlichen Pazifik, wie ich sie um die Insel Ishigaki, die zu den Riukius gehört, untersuchte (KÜHLMANN 1985).

Darüber hinaus wurden weitere Korallenriff-Entstehungstheorien entwickelt, die alle drei gemeinsame Merkmale aufweisen:

1. Sie berücksichtigen den Stand der geologischen, geophysikalischen, ozeanographischen und paläoklimatischen Erkenntnisse ihrer Zeit und bestimmte physikalische und chemische Vorgänge.

2. Sie haben nur für bestimmte Korallenriffgebiete und -typen Gültigkeit.
3. Sie setzen einen organischen Riffbildungsvorgang voraus, ohne ihn zu charakterisieren und zu analysieren, obwohl dieser allen Korallenriffentstehungen gemeinsam ist, und somit den Angelpunkt für eine allgemeingültige Riffentstehungstheorie darstellt.

Infolge des bis in das 20. Jahrhundert hinein lückenhaften Erkenntnisstandes der Korallenriffgenese (KÜHLMANN 1982; SCOFFIN & DIXON 1983) sind die diversen Theorien nur als Teile einer noch ausstehenden allgemeingültigen Korallenriff-Entstehungstheorie zu werten. Alle Teiltheorien entbehren zwar keineswegs eines realen Hintergrundes, doch erschöpft sich ihre Gültigkeit in geographischen oder typologischen Grenzen. Generell gültig ist weder die Senkungstheorie von DARWIN, noch die Steigungstheorie von SEMPER (1863), weder die Glazialeinflußtheorie von DALY (1910), noch die Synthesetheorie von KUENEN (1947). Alle diese Theorien sind als einzelne Teile eines bestimmten größeren Teils, nämlich des anorganischen Komplexes einer Korallenriff-Entstehungstheorie aufzufassen. Weil aber **Organismen** die Konstrukteure der Korallenriffe sind, fehlte bislang die **biologische Komponente** als funktional wirksamster und damit wichtigster Teil einer generellen Korallenriff-Entstehungstheorie. Die hermatypischen, also riffbildenden Organismen sind hinsichtlich ihrer Funktion als Calciumcarbonatproduzenten der Schlüssel zum Verständnis der

rezenten wie fossilen Korallenriffbildung. Sie wurden deshalb als der grundlegende Ausgangspunkt in eine allgemeingültige Korallenriff-Entstehungstheorie, die Kompensationstheorie, einbezogen (KÜHLMANN 1989, 1991). Zum besseren Verständnis der Korallenriffgenese soll deshalb diese Kompensationstheorie das Thema unseres heutigen Vortrages sein.

2. Steinkorallen als Riffkonstrukteure

Der Begriff "hermatypisch" ist nicht nur auf die Steinkorallen (Scleractinia) als bedeutendste Riffkonstrukteure anzuwenden, sondern auf alle am Riffbau an Calciumcarbonatproduktion und -eintrag beteiligten Organismen jedweder geologischen Epoche, in der organische Riffe entstanden, als da sind in fossilen Riffen die Bryozoen, Poriferen, Algen, Rudisten, Tabulaten, in rezenten Riffen neben Scleractinien, Kalkalgen und Bryozoen, die Sclerospongien, Gorgonien, Alcyonarien, Mollusken und andere. Da jedoch die hermatypischen Steinkorallen weltweit den Hauptanteil des Calciumcarbonates zum Riffaufbau liefern, werden wir uns in diesem, uns zur Verfügung stehenden, kurzen Zeitraum in der Betrachtung auf sie und die ökophysiologisch analogen Milleporiden und Helioporiden beschränken.

Schon diese schlichte Aufzählung deutet an, daß Korallenriffe als einziger größerer Ökotoptop der Erde überwiegend von Tieren erschaffen wird. Das Verbreitungsgebiet der Korallenriffe übertrifft die Flä-

chen von Eurasien und Afrika. Sie binden durch die Auskristallisation großer CaCO_3 -Mengen atmosphärisches CO_2 , was bei der heutigen Belastung der Troposphäre nicht unterschätzt werden sollte. In den nährstoffärmsten Meeresgebieten bilden sie das marine Ökosystem mit der weltweit höchsten Artendiversität und einer ebenfalls hohen Biomasseproduktion. Bei allem erreichen sie Dimensionen, daß sie auf benachbarte Ökosysteme - Freiwasser, Seegraswiesen, Mangroven - durch zum Beispiel Verminderung der hydrodynamischen Energie oder durch die Massenproduktion planktischer Larven positiv einwirken.

Allein diese rein naturwissenschaftlichen Besonderheiten lassen die Korallenriffe (neben zahlreichen wirtschaftlichen Gründen mit für sie oft unheilvollen Folgen) geeignet erscheinen, die betonte Aufmerksamkeit der Wissenschaftlicher, insbesondere der Biologen, herauszufordern. Nicht zuletzt versetzt uns die Kompensationstheorie in die Lage, die Sensitivität des Hauptkonstruktors Steinkoralle gegenüber anthropogenen Umweltveränderungen, zum Beispiel Ozonloch und Treibhauseffekt, kausal zu verstehen, wodurch ein realer Ansatz gewonnen werden könnte, die stark gefährdeten Korallenriffe vielleicht doch noch vor ihrem völligen Zusammenbruch zu retten. Denn "bei der anhaltenden Verschmutzung der Weltmeere ist ... der Tag nicht mehr fern, da das Leben in ihnen kollabiert. Die Korallenriffe werden zu den ersten großen Toten zählen. Wollen wir sie erhalten, müssen wir sowohl die wei-

tere Verschmutzung der Weltmeere als auch die lokale Zerstörung der Riffe verhindern" (KÜHLMANN 1984, p. 175).

Korallenriffe verkörpern ohne Zweifel eine der beachtlichsten Leistungen, die Organismen hinsichtlich der Gestaltung des Planeten Erde vollbracht haben. Sie ist umso erstaunlicher, als die rezenten hermatypischen Scleractinia nur etwa 550 Arten umfassen, wobei sie sich seit 20 Millionen Jahren kaum verändert haben. Das aber wäre ohne die annähernd konstante Balance der ökologischen Parameter des Meeres über ausgedehnte geologische Zeiträume unmöglich gewesen.

Bei der Erkundung eines 2 bis 3 Millionen Jahre alten pliozänen Riffaufschlusses an der Küste von Papua Neuguinea verglichen VERON und KELLEY (1988) die gefundenen fossilen Korallen mit den in nahe gelegenen Riffen wachsenden rezenten Arten und stellten fest, daß von den 83 pliozänen Steinkorallenarten 65 mit den rezenten identisch sind, das sind 78 %. Eine hohe biogeographische Stabilität stellte NAKAMORI (1986) auch für die Riukiu-Inseln fest, wobei von den 68 gefundenen fossilen Arten nur 4 nicht in den benachbarten Riffen vorkamen. Ein diesbezügliches Resumé, heutiger Kenntnisse aus anderen Regionen des Indopazifiks weist aus, daß von 144 fossilen Arten 126 auch unverändert in den heutigen Riffen leben, das sind 87,5 %. Danach sind die rezenten hermatypischen indopazifischen Steinkorallenarten 20 Millionen Jahre alt oder älter.

Die Speziation der Scleractinia im Atlantik verlief ebenso langsam. Bedingt durch die hydrographischen Verhältnisse leben überwiegend im mittel-amerikanischen Meeresgebiet nur etwa 5 % der hermatypischen Steinkorallenarten. Der glaziale Einfluß wirkte hier durch die in Nord-Süd-Richtung verlaufenden Rocky Mountains ungehemmt auf die merklich abgesunkenen Meere zwischen Nord- und Südamerika ein und ließ das Oberflächenwasser infolge der bis Iowa nach Süden vorgedrungenen Kontinentaleismassen um etwa 8 °C abkühlen. Dadurch wurden die Korallenarten, sofern sie nicht im wärmeren Süden überdauerten, erheblich dezimiert (KÜHLMANN 1970). Demgegenüber schirmten die von den Pyrenäen über Alpen, Karpaten, Kaukasus, Himalaya-Ketten bis in den Aleuten-Bogen verlaufenden Faltengebirge den tropischen Indopazifik vor glazialen Auskühlungen ab und die Korallen überlebten (KÜHLMANN 1985 b).

Im Hinblick auf die Kompensationstheorie der Korallenriffentstehung sollen hier die riffbildenden Steinkorallen unter zwei Fragestellungen betrachtet werden:

1. Welche Fähigkeit versetzt die hermatypischen Scleractinia in die Lage, eine derart hohe CaCO_3 -Produktion zu erbringen, bis 2000 km lange und über 1000 m mächtige Riffe zu bilden?
2. Welche Adaptationsmechanismen gestatten ihnen die kontinuierliche Massenproduktion von Kalk auch

bei alternierenden Umweltfaktoren, sofern letzteres im Rahmen natürlicher Ereignisse geschieht?

3. Die Ernährung bei den hermatypischen Steinkorallen, ihre Calciumcarbonatproduktion und die Korallen-Zooxanthellen-Symbiose.

Das schnelle Wachstum und die damit verbundene hohe Calciumcarbonatproduktion der riffbildenden Steinkorallen ist an Ernährung und Stoffwechsel gebunden. Sie zeigen einige Besonderheiten und können auf verschiedene Weise gleichzeitig vorgenommen werden. So erfolgt die Nahrungsaufnahme 1. durch den Fang von Planktontieren mittels Tentakeln und Nesselgift, 2. durch den Transport der von Beutetieren stammenden, herniedergesunkenen Gewebefetzen mit Hilfe des in eine Richtung schlagenden Wimpernkleides zum Mundfeld, 3. durch mikroskopisch kleine Nahrungsteilchen, wie Bakterien, Blutkörperchen, Geschlechtsprodukte, die, um Verlusten vorzubeugen, mit Schleim umhüllt und sodann als Paket ebenfalls mit dem Cilienschlag dem Mund zugeführt werden, 4. durch die osmotische Aufnahme der im Wasser gelösten organischen Nährsubstanzen - Glycine, Alanine, Leucine und anderer - durch die feinhäutige, durch Mikrovilli stark vergrößerte Körperoberfläche und 5. durch die auf symbiotischem Wege gewonnenen und verarbeiteten Nahrungs- und Stoffwechselelemente (Abb. 1).

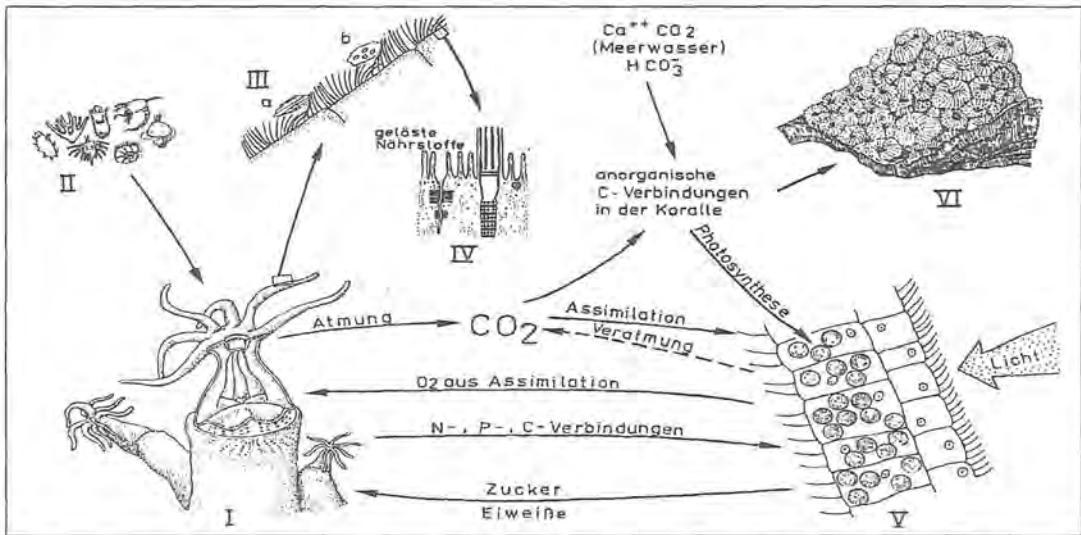


Abb. 1. Schema des differenzierten Ernährungsmusters hermatypischer Steinkorallen, auf dem das schnelle Wachstum verbunden mit der hohen CaCO₃-Produktion, basiert. - I Korallen; II Plankton; IIIa Cilientransport größerer; IIIb mikroskopisch kleiner Nahrungspartikel; IV osmotische Aufnahme im Medium gelöster Nährstoffe via die durch Mikrovilli vergrößerte Oberfläche der Cuticula; VI Korallenkolonie (aus KÜHLMANN, 1991)

Sicher ist jede einzelne Art und Weise der Nahrungsaufnahme von Bedeutung und ein Verhungern unter gesunden natürlichen Bedingungen so gut wie ausgeschlossen. Doch birgt besonders der letztgenannte Vorgang, die Symbiose zwischen dem Tier Koralle und den in den Zellen des Entoderms lebenden Zooxanthellen als Vertreter der chlorophyllhaltigen Pflanzen, den Schlüssel zum Verständnis der Korallenriffentstehung. Welche Abläufe finden zwischen den beiden Partnern statt?

1. Die Zooxanthellen assimilieren die als Schlackenstoffe von den Korallen abgegebenen phosphat- und nitrathaltigen Abprodukte und das von ihnen veratmete Kohlendioxid.

2. Die Korallen nehmen von den Zooxanthellen synthetisierte organische Verbindungen, zum Beispiel Zucker und Aminosäuren sowie - falls notwendig - den Assimilationssauerstoff auf.

3. Die Korallen werden durch die intrazellulär erfolgende Aufnahme ihrer phosphor- und stickstoffhaltigen Abprodukte fortlaufend entgiftet.

4. Gleichzeitig werden die der Auskristallisation des Calciumcarbonates als "Blocker" entgegenwirkenden phosphorhaltigen Verbindungen ausgeschaltet, so daß die Auskristallisation von CaCO_3 ungehindert erfolgen kann.

5. Andererseits verhindert die Aufnahme des Kohlendioxids bei der Photosynthese der Zooxanthellen gemäß Massenwirkungsgesetz die kontinuierlich

vonstatten gehende Auflösung des auskristallisierten Calciumcarbonates.

Da alle Vorgänge intrazellulär bei äußerst minimalem Energieaufwand ablaufen werden Wachstum und Skelettbildung so stark befördert, daß die Calciumcarbonatproduktion bei den symbiotischen, hermatypischen Steinkorallen im allgemeinen mehrfach höher als bei asymbiotischen Korallen ist, wenn man von einigen biologischen Ausnahmen, wie zum Beispiel *Tubastrea micranthus* oder *Lophelia pertusa*, die als asymbiotische Korallen ebenfalls Riesenwuchs erreichen, absehen will. Gleichzeitig wird die hohe Produktion an Biomasse und Kalk im Rahmen des geschilderten Rückkopplungssystems im flachen, nährstoffarmen Tropenmeer verständlich, weil hier für Zooxanthellen optimale Lichtverhältnisse herrschen, denn in erster Linie bewirken die Zooxanthellen als wichtigstes stoffwechselphysiologisches Moment die hohe Kalkproduktion der Korallen, die letztendlich zur Entstehung der Korallenriffe führt. Zu diesem Kausalnexus aufeinander abgestimmter Faktoren gesellt sich noch die Wassertemperatur, die mit 25 - 31 °C im tropischen Flachwasser bis 50 m Tiefe genau in dem optimalen Bereich liegt, bei dem die Auskristallisation von CaCO_3 besonders schnell vonstatten geht.

Normalerweise entstehen also Korallenriffe in, geologisch gesehen, relativ kurzen Zeiträumen von 3000 bis 10 000 Jahren und dauern dann weitere Jahrtausende fort, wenn nicht einschneidende Oszillatio-

nen von Meer und Meeresboden, Klimaveränderungen oder vom Menschen hervorgerufene schädliche oder tödliche Vorgänge zu ihrem Absterben führen. Eine solche Situation innerhalb kurzer Zeit erfolgreicher Klimaveränderungen durchleben wir jetzt durch eigenes Verschulden. Ich meine damit den durch anthropogene Einflüsse ausgelösten Treibhauseffekt und das ebenfalls durch den Menschen verschuldete Ozonloch. Besonders letzteres ist aufgrund seiner hohen Durchlässigkeit ultravioletter Strahlen geeignet, pflanzliches wie tierisches Leben zu vernichten. Bei den normalerweise durch Zooxanthellen überwiegend gelblich bis bräunlich aussehenden Riffkorallen wurde infolge dessen während der letzten Jahre in großem Umfang ein Ausbleichen der Riffkorallen beobachtet, das überwiegend auf das Absterben ihrer mikroskopisch kleinen, einzelligen Symbiosealgen zurückzuführen ist. Auch die Korallen, deren weiße Kalkskelette dann durch das zarte, nunmehr durchsichtige Zellgewebe schimmern, sterben in relativ kurzer Zeit ab und die Riffe veröden. Zu dieser katastrophalen Erscheinung gesellen sich weitere destruktive anthropogene Inputs, vor allem Veränderungen des Wasserchemismus, die zu einer Ausrottung der Riffkorallen führen können; denn diese nehmen nicht nur gelöste natürliche Nährstoffe osmotisch auf, sondern auch gelöste, giftig wirkende Chemikalien aus Stadt- und Produktionsabwässern oder aus der Landwirtschaft, wobei Wind und Regen Pflanzenschutzmittel und Kunstdünger in die Riffe verdriften (KÜHLMANN 1985a, 1988).

Aus allem geht hervor, daß alle geschilderten, auf das Feinste aufeinander abgestimmten biologischen Abläufe nur unter den Bedingungen eines ungestörten ozeanischen Systems funktionieren, andernfalls aber Fortbestehen und Evolution der symbiotischen, hermatypischen Steinkorallen sowie der Korallenriffe als neben dem tropischen Regenwald reichste Ökosysteme unserer Erde unterbrochen werden.

4. Die Kontinuität hoher Calciumcarbonatproduktion als Ausdruck der Adaptationsmechanismen bei Riffkorallen

Zwar hat die Suche nach den Gründen für eine so hohe Kalkproduktion eine kausale Antwort gefunden, doch ist allein damit das Aufwachsen der Korallenriffe noch nicht gewährleistet. Vielmehr muß überdies die Kontinuität der CaCO_3 -Produktion garantiert sein. Optimale Umweltbedingungen für Riffkorallen herrschen in der Regel zwischen 3 m und 20 m Tiefe, doch existieren letztere auch bis hinauf in den Gezeitenbereich, wie unterhalb 20 m. In Französisch Polynesien und im Roten Meer wuchsen von insgesamt 92 Scleractinia-Arten 74 auch oberhalb 5 m und 84 zwischen 5 m und 20 m Tiefe. Damit existieren nur etwas weniger als 7 % ausschließlich zwischen 20 m und 70 m Tiefe (KÜHLMANN 1983). Analoge Ergebnisse erbrachten Untersuchungen auf den Bermudas (FRICKE & MEISCHNER 1985), was nichts anderes bedeuten kann, als daß die lichtabhängigen Symbiosealgen die enorme Helligkeitsverminderung zwischen 0 m und 70 m in irgend einer

Weise adaptieren und sich den unterschiedlichen Lichtverhältnissen anpassen. Tatsächlich verfügen die Zooxanthellen über verschiedene Chloroplasten, solche also, die bei spärlichem Licht, andere wieder, die bei intensiver Insolation am effektivsten photosynthetisieren (WETHEY & PORTER 1976; ZVALINSKY et al. 1978; DUSTAN 1979; FALKOWSKI & DUBINSKY 1981; JOKIEL & YORK 1982). Da bei den Korallenriffen bestehende Tiefendifferenzen und ihre durch Poren, Löcher, Höhlen, Risse, Schluchten, Vorsprünge und Übergänge stets stark zergliederte Oberfläche Licht und Schatten, Helligkeit und Dunkelheit oft von Dezimeter zu Dezimeter wechseln, sind die auf Licht unterschiedlich ansprechenden Chloroplasten eine außerordentlich wirksame Anpassung zur Absicherung einer fortlaufend gut funktionierenden CaCO_3 -Hochleistungsproduktion und eine Voraussetzung für den Riffaufbau.

Die Frage, ob die Zooxanthellen der hermatypischen Steinkorallen, die physiologisch differieren, verschiedenen Arten angehören, ist noch offen. Doch wurden bei anderen marinen Wirtstieren - wie *Marginopora* (Foraminifera), *Cassiopeia* (Scyphozoa) und *Tridacna* (Bivalvia) - jeweils verschiedene Arten von Zooxanthellen, die alle zur Gattung *Gymnodinium* (*Symbiodinium*) gehören, festgestellt (TRENCH & BLANK 1987).

Leptoseris fragilis, eine scheibenförmige Art, die im Indischen Ozean an steilen Felswänden bis in über 100 m Tiefe vorkommt, produziert spezielle Pigmen-

te, mit denen die dort noch verfügbaren Lichtwellen in Längen transformiert werden, die von Zooxanthellen für die Photosynthese genutzt werden können (SCHLICHTER, FRICKE & WEBER 1986).

Plerogyra sinuosa wiederum akkumuliert ihre Zooxanthellen in blasenförmigen, ausdehnbaren Organen. Je nach der Lichtintensität werden diese kontrahiert oder expandiert, um den Symbiosealgen zur Assimilation möglichst günstige Lichtverhältnisse zu schaffen. Da für sie volles Sonnenlicht nicht optimal ist, ziehen sich die Blasen bei starker Insolation zusammen und gewähren so den Zooxanthellen eine schattige Umgebung. Bei Sonnenauf- und -untergang hingegen werden die Blasenorgane ausgedehnt und die winzigen Algen gelangen in den Genuß des für sie vorteilhaften gedämpfteren Lichtes (FRICKE & VARESCHI 1982).

Bereits WOOD-JONES (1910) wies auf die durch verschiedene Umweltverhältnisse bedingten unterschiedlichen Wuchsformen ein und derselben Steinkorallenart hin, die so gravierend sein können, daß im Hinblick auf diese Anpassungserscheinung von einer "Plastizität" der an sich starren Korallenkolonien gesprochen werden kann (STODDART 1969). Überzeugende Beispiele verschiedener ökologischer Wuchsformen liefern in Abhängigkeit von Licht, Wasserbewegung sowie Beschaffenheit und Inklination des Substrates Arten wie *Agaricia agaricites*, *Montastrea annularis*, *Millepora alcicornis*, *Acro-*

pora cervicornis, *A. palmata*, *Echinopora gemmacea*, *Cladocora caespitosa*, *Cyphastrea serailia* und viele andere (KÜHLMANN 1971, 1974, 1994).

Zusammenfassend kann folgendes festgestellt werden: Obwohl riffbildende Steinkorallen mit ihrer strengen Bindung an warme Temperaturen, bewegtes, klares Wasser und 30 - 40 ‰ Salzgehalt generell den stenöken Organismen zuzurechnen sind, besitzen sie doch eine genügend weite Palette an Adaptationsmustern, um ihr üppiges Wachstum und eine intensive Reproduktion im Rahmen natürlicher, alterierender Umweltbedingungen zu erhalten (KÜHLMANN 1984b). Erst mit der Synthese dieser einzelnen biologischen Funktionsabläufe und dem Nachweis der Wirkungsweise des gesamten Kausalnexus wird die Genese der Korallenriffe auch biologisch kausal begreifbar.

Obwohl dieser Nachweis bei fossilen organischen Riffen schwieriger ist, bestehen doch kaum Zweifel, daß in ihnen analoge biologische Abläufe stattfanden und auf diese Weise ebenfalls zu einer hohen riffbildenden Calciumcarbonatproduktion geführt haben.

5. Die Kompensationstheorie

Wenn wir den Faktorenkomplex der kontinuierlichen biologischen Calciumcarbonatproduktion in die geologischen, paläoklimatischen und hydrographischen Abläufe der Erde, insbesondere in die des Pleistozäns einbeziehen, ergibt sich für die rezenten Korallenriffe das folgende Entstehungsmodell:

Während der Jahrtausende dauernden glazialen Perioden wurden enorme Wassermengen von den Weltmeeren an die gewaltigen und ausgedehnten kontinentalen Eismassen gebunden. Dadurch sank der Meeresspiegel in den verschiedenen Eiszeiten um 70 m bis 200 m ab. Nacheiszeitliche Abschmelzprozesse ließen ihn wieder ansteigen. Doch auch der Meeresboden war in Bewegung, hob und senkte sich. Vulkanismus, Auffaltungen und Plattenschübe ließen Gebirge und Inseln entstehen oder versinken. In allen diesen Fällen handelte es sich um völlig normale und keineswegs seltene Vorgänge, so daß sich die Biozönosen der Korallenriffe, vor allem die Steinkorallen selbst, sowohl an großräumige Vertikalbewegungen als an kurzzeitige Oszillationen anpassen konnten. Ihre vielseitige Ernährungsweise, die subtilen Lichtanpassungsmodi der beiden Symbiosepartner Koralle und Zooxanthelle, die je nach unterschiedlichen Umweltbedingungen verschiedenartige, stets optimale Ausbildung der Kolonien als Ökoformen, führten dazu, daß über 80 % der riffbildenden Korallen in allen Tiefen zwischen 0 bis 50 m, der Intensivzone für Kalkproduktion, zu existieren vermögen.

Es ist zu erwarten, daß diese Realität durch das Bekanntwerden weiterer Adaptationsmechanismen künftig noch erhärtet wird. Alles in allem verhindert also das Adaptationsvermögen der Riffkorallen (und der vielen anderen kalkproduzierenden Organismen) eine Unterbrechung der Kalkproduktion

durch allmähliche, natürliche Veränderungen der Umwelt, weil kein Sukzessionswechsel stattfindet, sondern die Rifforganismen, vor allem die Steinkorallen, ein Absinken oder Aufsteigen kompensieren. Durch diese Vertikalbewegungen von Meeresgrund und Meerwasserspiegel werden nur die Wuchsformen der Korallenkolonien und damit das Erscheinungsbild der Korallenassoziationen verändert, weniger jedoch die Artenzusammensetzung. Diese verändert sich unter dem differenzierten Einfluß von Hydrodynamik und Sedimentation stärker.

Mit anderen Worten: Hermatypische, symbiotische Steinkorallen vermögen natürliche Veränderungen ihrer Umwelt, die durch normale paläoklimatische, geologische und hydrographische Abläufe hervorgerufen werden, zu adaptieren und zu kompensieren. Die biologische Kalkproduktion ist dadurch gesichert und führt zu einem fortlaufenden weiteren Riffwachstum, das über destruktive Prozesse - zum Beispiel Abrasionen der Riffe durch Flutwellen, Bohr- und Abbauvorgänge im Riffkalk - dominiert. Das biologisch begründete kompensatorische Vermögen der riffbildenden Korallen gegenüber natürlichen Veränderungen ihrer Umwelt bildet den essentiellen Kern zum Verständnis der Korallenriffgenese, während geologisch oder klimatisch begründete Theorien lediglich ein geographisch begrenztes Meeresgebiet oder bestimmte Rifftypen betreffen.

Fassen wir zusammen:

1. Hermatypische Korallen vermögen auf der Basis

ihrer Symbiose mit Zooxanthellen massenhaft Calciumcarbonat, den Grundstoff zum Aufbau felsiger Erhebungen, aus dem Meerwasser auszufällen und auszukristallisieren. Die so entstandenen Strukturen werden nach ihren wichtigsten Konstrukteuren Korallenriffe genannt und sind nach ihren lokal unterschiedlichen Entstehungsmodi und Formen als Atolle, Fleckriffe, Kranzriffe, Saumriffe, Wallriffe, Bankriffe, Barriereriffe usw. zu bezeichnen.

2. Die hermatypischen Organismen verfügen generell über Adaptationsmuster, die allmähliche, natürliche Alterationen ihrer großräumigen Umwelt, wie Hebungen und Senkungen des Meeresspiegels oder des Gewässergrundes, kompensieren und somit die notwendige Kontinuität der riffkonstruktiven Calciumcarbonatproduktion bei allen natürlichen klimatischen, geologischen oder hydrographischen Veränderungen aufrecht halten. Diese Kompensation natürlicher Veränderungen der Umwelt funktioniert, solange die grundlegenden ökologischen Ansprüche der Riffkonstrukteure - wie Salzgehalt des Meerwassers, Temperatur, Transparenz, Lichtverhältnisse, Austauschvorgänge im Umgebungswasser - erhalten bleiben, womit der kontinuierliche Prozess der Entstehung biogenen Gesteins und damit der Korallenriffentstehung und -entwicklung gewährleistet wird.

Nach der hier dargelegten Theorie, die ich aus naheliegenden Gründen als Kompensationstheorie bezeichnet habe (KÜHLMANN 1989, 1991), wird die

Calciumcarbonatproduktion der hermatypischen Steinkorallen als prinzipielle Voraussetzung zur Riffgenese auf biologischer Basis erklärt und nachfolgend mit geologischen und paläoklimatischen Vorgängen kombiniert. Obwohl die Kompensationstheorie aus heutiger Sicht ursprünglich auf rezente Korallenriffe bezogen wurde, wird ihre Anwendung auf analoge Kalksedimentbildungen aus anderen geologischen Zeitaltern für möglich gehalten. Die Kompensationstheorie bietet darüber hinaus zahlreiche Ansatzpunkte für weitere theoretische Überlegungen und Schlußfolgerungen, zum Beispiel im Hinblick auf die Rifftypisierung, die, um Homologien auszuschließen, nicht nur nach äußeren Merkmalen sondern vor allem nach der spezifischen Genese und Evolution des betreffenden Riffes erfolgen sollte. Die Theorie läßt weiterhin zu, die Lebenserwartung der rezenten Korallenriffe unter dem ökologischen Druck gravierender anthropogener Einflüsse und der durch den Menschen induzierten globalen Veränderungen zu kalkulieren. Es darf abschließend bemerkt werden, daß die dargelegte Theorie erstmals für alle Riffe zutrifft und einen allgemeingültigen, allumfassenden Charakter aufweist.

Sie wurde Kompensationstheorie genannt, weil in dem Terminus Kompensation 1. enthalten ist, daß etwas kompensiert wird, nämlich geologische, paläoklimatische und hydrographische Alterationen und diese Kompensation durch die reichen Adaptationsmuster der hermatypischen Steinkorallen möglich wird und 2. diese Kompensation zur Aufrechterhal-

tung der für den Riffaufbau notwendigen Calciumcarbonatproduktion stets auf biologische Weise erfolgt.

Damit wäre die Genese der Korallenriffe generell erfaßt, umrissen und begründet.

Literatur

- CHAMISSO, A. v. (1821): Über die Korallen-Inseln. In: Kotzebue, O.v.: Entdeckungs-Reise in die Süd-See und nach der Berings-Straße zur Erforschung einer nordöstlichen Durchfahrt. 3, 187-189. - Weimar.
- DALY; R.A. (1910): Pleistocene glaciation and the coral reef problem. - Amer. J. Sci. 30, 297-308.
- DARWIN, Ch. (1837): On certain areas of elevation and subsidence in the Pacific and Indian Oceans, as deduced from the study of coral formations. Proc. Geol. Soc. Lond. 2, 552-554.
- DUSTAN; P. (1979): Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Montastrea annularis* ELLIS and SOLANDER in relation to depth on a West Indian coral reef. Bull. mar. Sci. 29, 79-95.
- FALKOWSKY, P. G. & Z. DUBINSKI (1981): Light shade adaption of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. - Nature, Lond., 289, 172-174.
- FORSTER, G. (o.J.): Reise um die Welt. - Leipzig.
- FRICKE, H. & D. MEISCHNER (1985): Depth limits of Bermudan scleractinian corals: a submersible survey. Mar. Biol. 88, 175-187.
- FRICKE & E. VARESCHI (1982): A scleractinian coral (*Plerogyra sinuosa*) with "photosynthetic organs". Mar. Ecol. Prog. Ser. 7, 273-278.
- HUMBOLDT, A. v. (1806): Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. - Tübingen.

- JOKIEL, P. L. & R. H. YORK, Jr. (1982): Solar ultraviolet photobiology of the reef coral *Pocillopora damicornis* and symbiotic zooxanthellae. - Bull. mar. Sci. 32, 301-315.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1970): Die Korallenriffe Kubas. I. Genese und Evolution. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 55, 729-756.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1971): Die Korallenriffe Kubas. II. Zur Ökologie der Bankriffe und ihrer Korallen. Int. Revue ges. Hydrobiol. 56, 145-199.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1975): Charakterisierung der Korallenriffe vor Veracruz/Mexiko. - Int. Revue ges. Hydrobiol. 60, 495-521.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1982): Darwin's coral reef research - a review and tribute. - Mar. Ecol. 3, 193-212.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1983): Composition and ecology of deep-water coral associations. Helgoländer wiss. Meeresunters. 36, 183-204.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1984): Das lebende Riff. Leipzig, 185 S.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1985a): The protection role of coastal forests on coral reefs. - Proc. Fifth Internat. Coral Reef Congress, Tahiti, 6, 503-507.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1985b): Living Coral Reefs of the World. Arco Publ. Inc., New York, 185 pp
- KÜHLMANN, D. H. H. (1988): The sensitivity of coral reefs to environmental pollution. - Ambio 17, 13-21.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1989): Ecological adaptation and a compensatory theory of coral assemblages in the maintenance of reef growth. Mem. Ass. Australas. Palaeontols 8, 433-438.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1991): Adaptationsmuster hermatypischer Korallen als Grundlage zum Verständnis der Korallenriffgenese (Kompensationstheorie). Mitt. Zool. Mus. Berlin 67, 109-218.
- KÜHLMANN, D. H. H. (1994): Tongue Island - an atoll in the making: among others Alexander von Humboldt was right. Cour. Forsch. Inst. Senckenberg (Frankfurt/M.) 172, 283-292.

- KUENEN, P. H. (1947): Two problems of marine geology: Atolls and canyons.
Verh. Kon. Ned. Akad. Wet. Afd. Nat. 43, 1-69.
- NAKAMORI, T. (1986): Community structures of recent and pleistocene hermatypic corals in the Ryukyu Island, Japan. - Sci. Rep. Tohoku Univ., ser. 2, 55, 71-133.
- PEYSSONNEL, A. DE (1752): A treatise upon coral, and several other productions furnish'd by the sea, in order to illustrate the natural history theory.
Phil. Transact. London 47, 445-469.
- SCHLICHTER, D., H. W. C. FRICKE & W. WEBER (1986): Light harvesting by wavelength transformation in a symbiotic coral of the Red Sea twilight zone.
Mar. Biol. 91, 403-407.
- SCOFFIN, T. P. & J. E. DIXON (1983): The distribution and structure of coral reefs: one hundred years since Darwin.
J. Linn. Soc. 20, 11-38.
- SEMPER, C. (1863): Reisebericht (Palau-Inseln).
Z. wiss. Zool. 13, 558-570.
- STODDART, D. R. (1969): Ecology and morphology of recent coral reefs. - Biol. Rev. 44, 433-498.
- TRENCH, R. K. & R. J. BLANK (1987): *Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, *S. goreauii* sp. nov., *S. kawagutii* sp. nov. and *S. pilosum* sp. nov.: Gymnodinioid dinoflagellate symbionts of marine invertebrates.
J. Phycol. 23, 469-481.
- VERON, J. E. N. & R. KELLEY (1988): Species stability in reef corals of Papua New Guinea and the Indo Pacific.
Mem. Ass. Australasian Palaeontols 6, 69 pp.
- WETHEY, D. S. & J. W. PORTER (1976): Sun and shade differences in productivity of reef corals.
Nature, London 252, 281-282.
- ZYALINSKY, V. I., E. A. TITLYANOV, G. A. LELETKIN & A. V. NOVOZHILOV (1978): Adaptation of corals to light.
In: Biology of coral reefs: photosynthesis of zooxanthellae and macroalgae (ed. E. V. KRASNOV), 29-52. Vladivostok.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Dietrich H. H. Kühlmann

Ecostation

17321 Schmagerow

Deutschland