

Zur Ökologie und Wuchsform der Säulenkoralle
Dendrogyra cylindrus EHRENBERG
Beobachtungen in den Riffen der Insel San Andrés
(Karibisches Meer, Kolumbien)

Von

JÖRN GEISTER

Mit 2 Tafeln und 2 Abbildungen

Resumen

Según observaciones submarinas realizadas alrededor de la Isla de San Andrés el coral de columnas *Dendrogyra cylindrus* prefiere como habitat las regiones protegidas como el arrecife de sotavento y las barrancas y plataformas submarinas de la costa occidental desde 1 m hasta unos 20 m de profundidad. Es el único coral de tamaño grande que se destaca en su capacidad de resistir a la abrasión fuerte por fragmentos de corales sueltos, movidos por la resaca de las ocasionales tempestades invernales en la costa occidental. *Dendrogyra* se mantiene en este ambiente, al lado de unas pocas especies de octocorales y escleractinios incrustantes y hemisféricos de tamaño pequeño sin sufrir daño permanente, por medio de su base ancha, su estructura maciza y sus septos excepcionalmente robustos. El crecimiento de la colonia se inicia con una incrustación ancha de la cual sucesivamente se levantan las columnas individuales. Con base poco estable el coral puede caer de lado por consecuencia de tempestades e iniciar de nuevo un crecimiento, resultando otro sistema de columnas superpuestas en angulo más o menos recto a las anteriores. Este proceso puede repetirse.

Summary

Submarine observations around San Andrés Island indicate that quiet backreef and leeward reef waters from 1 to 20 m deep, are the most favorable habitat for the pillar coral *Dendrogyra cylindrus*. It thrives even at the submarine terraces along the calm West coast of the Island, where abrasive action by coral fragments is heavy during occasional storm surges. Besides a few minor incrusting and hemispherical species, *Dendrogyra* seems to be the only major scleractinian to resist abrasion and break-down without permanent damage in this environment. *Dendrogyra* initiates colony growth with a broad incrustation followed by upgrowth of pillars. Unstable basement may cause

tumbling of the whole coral and subsequent pillar growth at approximately right angles to old columns. This process may be repeated, resulting in the formation of a third generation of pillars.

Zusammenfassung

Dendrogyra ist im Untersuchungsgebiet auf die ruhigen Bereiche der wind- und wellengeschützten Westküste sowie auf das Riff an der Leeseite beschränkt und wird in Tiefen von 1 bis 20 m angetroffen. Das Skelett der Koralle besitzt dennoch eine bemerkenswert gute Anpassung an periodisch auftretende starke Brandung und dadurch bedingte Abrasionswirkung. Das Wachstum der Koralle beginnt in der Regel mit einer Inkrustation, auf der sich zuerst buckel- bis zapfenförmige Erhebungen bilden, aus denen sich schließlich mehrere bis weit über 1 m hohe, senkrechte Säulen entwickeln können. Ist die Inkrustation auf einer instabilen Unterlage festgewachsen, so kann die Kolonie bei Sturm umgeworfen werden. Erneut einsetzendes, senkrechtes Säulenwachstum führt zu Kolonien mit 2 etwa im rechten Winkel aufeinanderstehenden Säulengenerationen und bei nochmaligem Umstürzen zu solchen mit 3 Säulengenerationen.

Einführung

Die Säulenkoralle *Dendrogyra cylindrus* EHRENBERG ist gemessen an ihrer Biomasse und im Vergleich mit anderen Korallen nur untergeordnet in den Riffen von San Andrés vertreten. Wegen ihres auffallenden und meist hohen Wuchses kann sie kaum übersehen werden. Da eine starke Milieuabhängigkeit der Koralle hinzutritt, läßt sich *Dendrogyra* als ökologischer Indikator sowohl in fossilen als auch in rezenten Riffen verwenden.

Kaum irgendwelche Riffkorallen sind in ihren ökologischen Bedürfnissen so wenig spezialisiert, daß sie im Riffbereich überall häufig auftreten können. Wichtige Faktoren, die das Vorkommen der einen oder anderen Korallenart begrenzen oder auch fördern, sind bekanntlich die Bodenbeschaffenheit, das Relief, die Temperatur und Salinitätsschwankungen, vor allem aber auch die örtlich auftretende maximale Brandungsintensität, welche die wichtigste Ursache für die auffallende Längszonierung in den wellenexponierten Riffbereichen bildet.

In ruhigen Lagen, sowohl an der wellengeschützten Leeseite als auch in den tieferen Bereichen außerhalb der Brandungszone, ist eine solche Zonierung sehr schwach entwickelt oder überhaupt nicht zu erkennen. Hier treten dann auch diejenigen Korallen und Hydrozoen stark zurück, die die Riffe in der Zone intensivster Brandung aufbauen.

Manche im Lee des Passates liegenden Küsten- und Riffabschnitte können jedoch bei Stürmen aus gegensätzlichen Richtungen Orte ungewöhnlich heftiger Brandung sein, was in der Regel die Zerstörung empfindlicher Kolonien durch Zertrümmern und eine starke Abrasion durch wellenbewegte Korallenbruchstücke zur Folge hat. Die Korallenfauna, die einen solchen Bereich überwiegend ruhigen Flachwassers mit periodisch auftretender, schwerer Brandung besiedelt, zeichnet sich durch

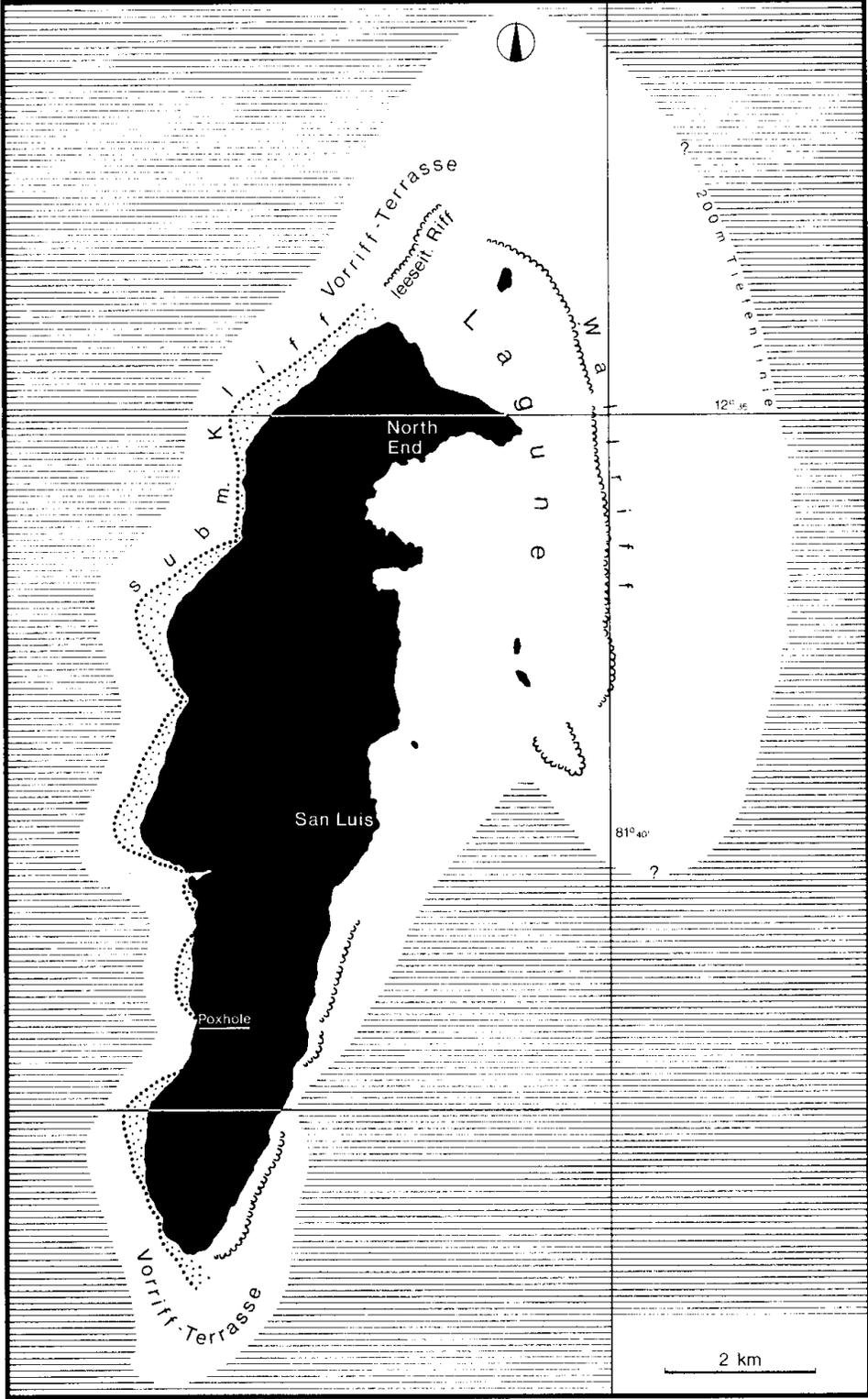
eine beschränkte Anzahl von Korallenarten aus, die unter den erwähnten Bedingungen keinen oder nur sehr geringen Schaden erleiden.

Die Verbreitung von *Dendrogyra cylindrus* im Schelfbereich von San Andrés

Der außerhalb der Riffe gelegene Bereich der die Insel umgebenden, submarinen Plattform soll hier als Vorriff-Terrasse bezeichnet werden. Sie fällt auf 200 bis 500 m Entfernung vom Wallriff bis in etwa 20 m Tiefe ein und bricht dann zum offenen Meer hin steil ab (vgl. GEISTER, im Druck). Im Schutze des Wallriffes liegt eine bis zu 2,5 km breite Lagune mit Flecken- und Saumriffen. Auf der Leeseite im Westen der Insel ist dagegen nur im Nordteil ein Riff entwickelt, dem sich ebenfalls eine Vorriff-Terrasse vorlagert. Entlang der Westküste hat sich kein Korallenriff gebildet, jedoch gedeiht hier eine artenreiche Korallenfauna auf der hier gleichfalls vorhandenen Vorriff-Terrasse, deren Innenrand von einem submarinen Kliff in 10 m Tiefe gebildet wird, an das sich küstenwärts eine weitere, flachere, ebenfalls von Korallen besiedelte Terrasse in 5 bis 1 m Wassertiefe anschließt (Abb. 1).

Dendrogyra ist verhältnismäßig häufig anzutreffen im leeseitigen Riff im Norden der Insel sowie am submarinen Kliff und den Terrassen entlang der windgeschützten Westküste. Dagegen wurde sie nur sehr selten im tieferen Bereich der lagunaren Fleckenriffe beobachtet und fehlt offenbar so gut wie vollständig im wellenexponierten Wallriff im Norden und Osten der Insel. Die bathymetrische Verbreitung von *Dendrogyra cylindrus* in San Andrés reicht von 1 bis etwa 20 m Wassertiefe. Im Bereich zwischen 4 und 10 m wird sie am häufigsten angetroffen. Dieser Erfahrungswert von San Andrés deckt sich gut mit den Beobachtungen von GOREAU & WELLS (1967) in Jamaica, die für *Dendrogyra cylindrus* einen Tiefenbereich von 2 bis 20 m Tiefe und ein Verbreitungsoptimum von 3 bis 8 m Tiefe angeben.

Die Korallenfauna fast im gesamten Bereich des leeseitigen Riffes und die Korallen-Vergesellschaftungen an der Westküste müssen zur *annularis*-Zone im Sinne von GOREAU (1959:79) gezählt werden: In der artenreichen Mischfauna dominiert die Sternkoralle *Montastrea annularis*, u. a. viele Mussiiden, Colpophyllien und Diplorien. Es ist die Zone im Riffbereich, die stets der geringsten, wellenbedingten Turbulenz ausgesetzt wird und deshalb die tiefste Zone des Vorriffes oder der lagunaren Fleckenriffe bildet. Sie kann aber an stark geschützten Lagen wie auf der Leeseite bis in den Bereich flachsten Wassers hinaufreichen. Hier fehlen dann die Zonen intensiverer Brandung, die die Riffkämme an den exponierten Lagen an der Luvseite beherrschen. In der *annularis*-Zone auf der wellengeschützten Leeseite der Insel bildet nun *Dendrogyra cylindrus* ein charakteristisches Faunenelement.



Zur Anpassung von Rifforganismen an Abrasionsbedingungen

Im inneren Bereich der 5 m-Terrasse und des Küstenkliffes zeigt *Dendrogyra cylindrus* eine bemerkenswerte Anpassung an die besonderen, dort vorherrschenden ökologischen Bedingungen, unter denen nur wenige Arten von sessilen Organismen auf die Dauer bestehen können. Während fast das ganze Jahr über im Schutze der Insel Windstille herrscht und nur leichte Dünung sowie eine schwache Strömung zu bemerken sind, erzeugen die von November bis Januar häufig auftretenden Nord- und Nordweststürme eine schwere Brandung an der Westküste der Insel. Korallenbruchstücke und losgelöste Korallen überschleifen im Soge der hin- und herwogenden Brandung die Kalksteinoberfläche, so daß die meisten der während der Ruhigwasserperiode neu aufgesiedelten Organismen wieder vernichtet werden und nur an diese extreme Situation besser angepaßte Formen zu überstehen vermögen.

Untersucht man Kliff und Terrasse nach einem solchen Sturm, so zeigt sich, daß der gewohnte, feine Überzug aus roten Kalkalgen weithin abpoliert ist. Die feinen Äste von Milleporen sind vielfach abgebrochen, so daß nur die inkrustierende Basis zurückbleibt. Die *Dendrogyra*-Kolonien zeigten Anzeichen von Abrasion besonders im Basisbereich. Dabei wurde das Coenosark der Korallen in diesem Bereich teilweise zerstört, die Kolonien blieben aber lebensfähig erhalten. Nach einigen Wochen waren die Korallen in der Regel wieder voll regeneriert. Entsprechende Beobachtungen ließen sich an anderen hier vorkommenden Korallen, wie z. B. an *Diploria clivosa*, machen.

Sessile Organismen, die unter den Bedingungen periodischer Abrasion überleben, müssen in besonderem Maße an ihren Standort angepaßt sein. Die vorliegenden Beobachtungen zeigen eine Auslese der Arten in dem Sinne, daß einerseits zäh-elastische Formen mit besonders fester Basis, wie manche Oktokorallen, andererseits inkrustierende und hemisphärische Steinkorallen, wie *Diploria clivosa*, *Dichocoenia stokesii* und *Porites astreoides* unter diesen Bedingungen überleben können. Vollständig fehlen jedoch die leichter zerbrechlichen, verzweigten Formen, die keine breite, inkrustierende und regenerierfähige Basis wie z. B. die Milleporen besitzen. Man findet deshalb keine der verzweigten *Porites*-Formen in exponierten Lagen, da bei dieser Koralle lebendes Gewebe nur noch an den oberen Enden der Verzweigungen erhalten ist. Die Basis ist durchweg abgestorben, so daß eine Regeneration von unten, d. h. von einer fest aufgewachsenen und belebten Basis wie bei *Millepora* nicht mehr erfolgen kann, wenn erst einmal die Verzweigungen abgebrochen und weggespült sind.

Abb. 1 Übersichtsskizze der Insel San Andrés.
Lage von Riffen und Lagune, sowie Verlauf des submarinen Kliffs
an der Westküste (Zeichnung: W. KARRASCH).

Dendrogyra scheint besonders für ein Überleben und Gedeihen an diesem Standort angepaßt zu sein. Während der kurzen Sturmperioden widersteht sie der Wucht der Wellen durch ihr robustes und massiv-säulenförmiges Skelett, das mit einer meist breiten Aufwachsfläche fest auf der Felsterrasse verankert ist. Sie ist weiterhin vorzüglich an die gelegentlich auftretenden Abrasionsbedingungen angepaßt durch ihre meist sehr breite, inkrustierende und regenerierfähige Basis, ihre sehr robusten Septen und ihre oft bis weit über 1 m hohen säulenförmigen Kolonien, die sich vorteilhaft über das Niveau der Abrasionsebene erheben. So ist *Dendrogyra* die einzige hochwüchsige Korallenkolonie, die sich neben Oktokorallen sowie kleinen, inkrustierenden und hemisphärischen Formen (kleine Formen von *Diploria*, *Dichocoenia*, *Siderastrea*) in dieser Region durchsetzen kann, welche für das meiste sessile Benthos keine hinreichenden Lebensbedingungen bietet.

Eine mögliche Ursache für das Fehlen von *Dendrogyra cylindrus* in Bereichen starker Wellenbewegung

Die dieser Untersuchung zugrundeliegenden Beobachtungen in San Andrés und der Nachbarinsel Providencia zeigen, daß *Dendrogyra* trotz ihrer robusten und massiven Wuchsform nicht in der Brandungszone oder auch nur in dem durch den Wellengang ständig stark durchbewegtem Wasser vorkommt. Die Koralle scheint im Gegenteil in Zonen vorwiegend ruhigen, u. U. auch in vorbeifließendem Wasser am besten zu gedeihen, da man sie nur in Riffbereichen antrifft, die der Dünung des Nordostpassates abgewandt sind.

Die Gründe, die ein Vorkommen von *Dendrogyra* im brandungsintensiven Bereich ausschließen, sind sicher nicht in einer mangelhaften Anpassung des Korallenskelettes an die Bedingungen schwerer Brandung zu suchen. Jedoch wäre denkbar, daß die über 5 mm langen Tentakeln der Koralle, die tagsüber fast immer ausgestreckt anzutreffen sind, bei zu starker Turbulenz des Wassers in ihrer Eigenbewegung und damit in der Nahrungsaufnahme gehindert werden, möglicherweise zu schnell ermüden und eingezogen werden müssen. Bei gelegentlichem starken Wellengang entlang der Westküste wurden die Tentakeln jedenfalls immer im retraktiven Zustand angetroffen. Bei der fast durchweg vorhandenen, kräftigen Wellenbewegung in der Brandungszone der wellenexponierten Riffe der Ostseite wäre die Säulenkoralle vielleicht deshalb wegen der fast ständig eingezogenen Tentakel auf die Dauer nicht in der Lage, die Nahrungsaufnahme sicherzustellen. Ein Nachweis hierfür ließe sich wahrscheinlich mit Hilfe von Verpflanzungsversuchen erbringen, bei denen gut entwickelte *Dendrogyra*-Kolonien in normalerweise stark umbrandeten Bereichen befestigt würden, in denen die Gattung sonst nicht vorkommt.

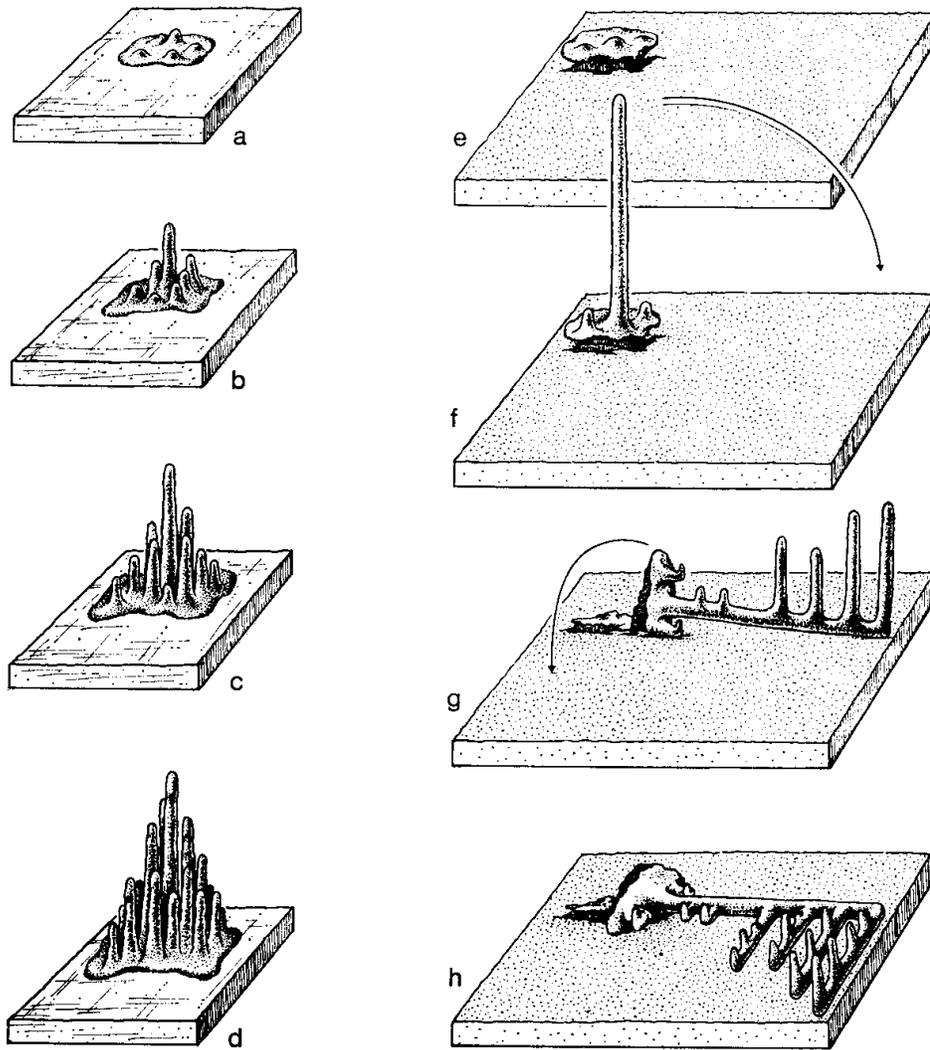


Abb. 2 Morphogenese von *Dendrogyra cylindrus* EHRENBERG (Zeichnung: W. KARRASCH).

a—d) bei Besiedlung stabilen Untergrundes

a) Initiales Wachstumsstadium, Inkrustation auf Felsplattform und erste Beulenbildungen.

b—d) Langsame Verbreiterung der inkrustierenden Basis und Hochwachsen der Säulen.

e—h) bei Kolonien, die auf instabilem Untergrund siedeln

e) Initiale Inkrustation

f) Hochwachsen der ersten Säulengeneration

g) Umfallen der Kolonie und Wachstum der zweiten Säulengeneration

h) Erneutes Umfallen und Wachstum der dritten Säulengeneration

Wachstum und Wuchsform bei *Dendrogyra cylindrus*

Das Wachstum und die Morphogenese von *Dendrogyra cylindrus* lassen sich durch Vergleiche zahlreicher Kolonien unterschiedlicher Wachstumsstadien ermitteln. Die Koralle bildet demnach in einer ersten Phase eine Inkrustation, die sich vorwiegend auf glattem Felsgrund, u. U. auch am vertikalen Kliff ausbreitet und dabei oft einen Durchmesser von 50 bis 100 cm erreicht. Schon in diesem Stadium zeigt der zentrale Bereich der Inkrustierung eine oder wenige Beulen, die sich zapfenartig erhöhen, während die Basis sich seitlich noch weiter verbreitern kann und sich dabei sukzessiv neue, beulenartige Aufwölbungen bilden. Im Laufe der weiteren Entwicklung erhält man bis über mannshohe Kolonien, deren höchste Säulen im zentralen Bereich, dagegen die kleineren Säulen und Zapfen gegen den Rand hin auftreten. Die Basis des Korallenstockes kann dabei mehrere m² Grundfläche bedecken (Abb. 2 a—d, Taf. 1).

Gelegentlich ist zu beobachten, daß der Korallenstock nicht auf dem Felsboden, sondern an einem losen oder schlecht verankerten Block aufgewachsen ist. Nach dem Hochwachsen einer oder mehrerer Säulen kann es vorkommen, daß der gesamte Korallenstock bei Sturm umstürzt. Die Kolonie reagiert darauf, ausgehend von der neuen Lage, mit erneutem, senkrechtem Wachstum von Zapfen und Säulen, die seitlich auf den umgefallenen Säulen aufsitzen. Da die Koralle nach dem Umstürzen meist nicht mehr festwächst, kann sie nach Erzeugung der neuen Säulengeneration ein zweites Mal ihre Lage verändern, so daß nun eine dritte Generation von Säulen entwickelt wird (Abb. 2 e—h, Taf. 2). In der Regel scheint die Standfestigkeit der Korallenkolonie durch die von der zweiten Säulengeneration gebildete, breite Basis gewährleistet, da in keinem Fall eine Kolonie mit 4 Säulengenerationen beobachtet werden konnte.

Schrifttum

- GEISTER, J.: Sobre los arrecifes de barlovento al Norte de la Isla de San Andrés (Mar Caribe, Colombia). — I. Congr. Colomb. Geol. Bogotá 1969 (im Druck).
- GOREAU, T. F.: The ecology of Jamaican Coral Reefs. I. Species composition and zonation. — Ecology, 40, 67—89, 21 Abb., 4 Taf., Durham (N.C.) 1959.
- GOREAU, T. F. & WELLS, J. W.: The shallow-water Scleractinia of Jamaica: Revised list of species and their vertical distribution range. — Bull. Mar. Sci., 17, 442—453, 3 Abb., Coral Gables (Fla.) 1967.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Geol. JÖRN GEISTER, Geol.-Paläont. Institut der Universität,
7 Stuttgart S, Böblinger Straße 72, Deutschland.

Tafel-Erklärungen

- Tafel 1 Wachstumsstadien von *Dendrogyra cylindrus* EHRENBERG
Lokalität: Submarine Terrassen vor Poxhole, Westküste von San Andrés.
- Fig. 1 Inkrustierendes Stadium mit einsetzender Beulenbildung in etwa 3 m Wassertiefe. Basisdurchmesser der Kolonie etwa 60 cm. Tentakeln der Koralle in ausgestrecktem Zustand.
- Fig. 2 Einsetzen des Säulenwachstums bei einer etwa 70 cm hohen Kolonie, etwa 4 m Wassertiefe. Tentakeln in ausgestrecktem Zustand.
- Fig. 3 Ausgewachsene Kolonie in etwa 6 m Wassertiefe. Höhe des Korallenstockes: rund 2 m.
- Tafel 2 *Dendrogyra*-Kolonien mit mehreren Säulengenerationen
- Fig. 1 Kolonie mit 3 Säulengenerationen, Tentakeln im retraktivem Zustand. Rechts vorne eine Hirnkoralle, *Diploria strigosa*; links hinten 2 Sternkorallen, *Montastrea annularis*. 10 m Wassertiefe. Maßstab: die großen liegenden Säulen (zweite Säulengeneration) sind etwa 30 bis 40 cm lang.
Lokalität: Poxhole, Westküste von San Andrés.
- Fig. 2 Skelett einer Säule der zweiten Generation mit aufsitzenden Säulen der dritten Generation.
Fundort der Koralle: Poxhole, San Andrés; Foto: W. Frech.

Tafel 1

