

VL

Marine Bioerosion

VL 807.191

gelesen von / lecture given by
dr. Karl Kleemann
(Script zusammengestellt von / compiled by: P.Madl)

Universität Wien
University of Vienna

Teil I	Definitionen.....	2
Teil II	Endolithische Bioerosion (ohne Bivalvia).....	6
	Mikrobohrer (Bakterien, Fungi, Algen).....	7
	Porifera (Bohrer Schwämme).....	9
	Polychaeta (Anneliden).....	11
	Arthropoda (Crustaceans: Iso-, Decapoden, Cirripeden).....	11
	Sipunculidae.....	12
Teil III	Epilithische Bioerosion (inkl. endolithische aktive Bivalvia).....	13
	Mollusca - (Käferschnecken und Bivalvia).....	14
	Echinodermata (Urchin).....	18
	Scaridae (Parrotfish).....	20
	Pomacentridae (Damselfish).....	22
Teil IV	Faktoren und Variationen der Bioerosion.....	23
Teil V	Korallenkrankheiten.....	24
Teil VI	Literatur.....	25

Teil I - Definition: The relationship between microbial epiliths and endoliths, as the primary producers of the bioerosional community, and their grazers represent a synergistic mechanism: grazing removes the stabilizing effect of benthic organisms so that the bioerosional process becomes progressive (Torunski, 1979).

Most bioeroder species are both small in size and secretive in living habits. Although the majority of bioeroders are not visible, it has been suggested that their numbers and combined mass equal or exceed that of the surface biota. For convenience, bioeroders that are usually present and visible on surfaces are termed external bioeroders and those living within calcareous skeletons are termed internal bioeroders.

Bioerosion = Abbau durch Organismen

Abrasion = mechanische Abreibung des Substrates

Korrosion = chemischer Substratabbau

In erster Linie handelt es sich beim bioerodierten Substrat um Hartsubstrat in Form von CaCO_3 -, Granit-Gestein, oder ähnliche Strukturen, sowie Riffe aber auch Sand, Treibholz, Hafenmauern als künstliches Substrat und *Foraminifera*.

Bioeroder diversity:

It is probable the intense competition and predation have led to the selection and evolution of cryptic lifestyles. Many of the secretive species are without toxins, armature, spines, and thick shells - traits that are so common on their congeners living on surfaces and exposed to predators.

Depending on their location on calcareous substrata, bioeroders can be classified as:

- Epilithic species live on exposed surfaces and feed directly upon sessile invertebrates or algae by etching, rasping, or scraping and is causing incidental skeletal or substrate damage;
- chasmoliths occupy cracks and holes - they nestle in depressions, sometimes on living sessile organisms so deforming growth of the host; and
- endoliths are present within skeletons - endoliths include etchers (e.g. bacteria, fungi, and endolithic algae) and non-predatory borers (e.g. clionid sponges, bivalves, spionid polychaetes, and sipunculans); endolithic activity can be either chemically, mechanically or a process that involves both mechanisms.

Epilithic bioeroders break down calcareous substrata in a variety of ways. The majority of epilithic bioeroders are herbivorous grazers that scrape and erode limestone rock while feeding on associated algae.

Browsers consume plant tissue above substrates. These can have either a denuding or non-denuding affect. The most important denuders are some molluscs, some echinoids, acanthuroids, rabbitfish (siganids), and damselfish (pomacentrids).

Grazers crop very close to a substrate, so ingesting substantial portions of living plant tissue, associated small invertebrates and underlying skeleton, as well as algae. Many grazers are also capable of removing and ingesting calcareous material such as coralline algal skeleton and underlying substrate. These include excavators which are capable of deep excavation that remove large areas of substrate, and scrapers which have weaker jaw apparatuses, and smaller bite size with limited substrate removal. The most important excavators and scrapers are limpets, chitons, some regular echinoids, acanthuroids, and scarids.

Most endoliths are borers that erode limestone mechanically, chemically, or by a combination of both processes. The macroborers are generally more conspicuous, and include numerous invertebrates and vertebrate taxa in the kingdom animalia. Most endolithic invertebrates are suspension feeders, gathering their food passively or actively from the water column (The distinction b/w borers and etchers - Wood'99 - is not quite clear).

Some boring bivalves, sponges, and barnacles are capable of excavating into live corals, and borers also include mobile predators such as nactacid and muricid gastropods which produce boreholes as a means of access to prey. Of these, the clionid sponges are among the most common and destructive endolithic borers on coral reefs globally, although polychaetes can be locally important, and lithophagid (mytilid) bivalves are common in the intertidal zones.

Borers: The internal borers, clionid sponges and lithophagine bivalves can cause a comparable level of bioerosion, and of the external grazers, parrotfish and sea urchins are equally destructive. Reef frameworks are generally reduced to silt and fine sand by internal borers and to fine and coarse sand by external grazers. The combined effects of other bioeroders may also contribute importantly to erosion in particular areas or zones and at different times.

Etchers: Many species that bioerode calcareous skeletons are minute, requiring microscopical methods for study, and are referred to as microborers or endolithic microorganisms. To this group belong three kingdoms, namely bacteria (prokaryota), fungi, and eukaryotic microorganisms such as protozoans and algae (protocista).

Warum gibt es Bioerosion?

- i) wenn andere Lebensräume schon besetzt sind;
 - i) Schutzbedarf gegen mechanische Einflüsse wie Brandung oder Predation;
- aus Sicht der trophischen Relevanz ist das allerdings sehr aufwendig;

Organismen der Bioerosion (BE):

- i) auf Oberflächen in abtragender Funktion als **BROWSERS & GRAZERS**; z.B. Fische, Seeigel, etc. It is clear that they are important in their effect and roles of geologic and biologic processes on coral reefs. These grazing organisms are unique in their feeding habits and may be the prime architects of the coral reef ecosystem.
- i) Endolithen im Riff bzw. Gestein als **BOHRER**; z.B. Muscheln - streng genommen ist das ein falscher Begriff, da es sich eigentlich auf mobiles Substrat bezieht; die weitere Unterscheidung zwischen "burrow" und "boring" sagt nichts über deren Entstehungsmechanismus aus.



↑ Bioeroders commonly associated with modern coral reefs.
Endoliths: A, **etchers** - algae, fungi, bacteria; B-F, **borers** B, sponges (*Clionidae*); C, bivalves (*Lithophaga*); D, barnacles (*Lithotrypa*); E, sipunculans (*Aspodosiphon*); F, polychaetes (*Eunicidae*).
Epiliths: G, parrotfish (*Scaridae*); H, pufferfish (*Arothron*); I, hermit crab (*Aniculus*); J, limpets (*Acmaea*); K, urchins (*Diadema*); L, chitons (*Acanthopleura*); not to scale - Glynn 1997.

- Unterscheidung dieser Organismen nach:
- i) Größe (Micro- und Macro-fauna)
 - i) nach der taxonomischen Gruppierung
 - i) nach Substratvorliebe (z.b. Gesteinserodierer)
 - i) nach deren Methodik (wie kommt der Organismus ins Substrat) man unterscheidet dabei chemische, mechanische, oder chemo-mechanische Methoden.

Vorkommen und Voraussetzungen: die marine Bioerosion wird durch physikalische (abiotische) Vorgänge unterstützt; der Gezeitenhub verschiebt die Meer-Land-Grenzen in periodischen Zyklen; ein Spritzwassertümpel, als auch durch Wellenbewegung benetzte Flächen reichen daher für viele Organismen schon aus.

- Aus geologischer Sicht stellen die meisten Substrate diverse Kalkgesteine dar (vom Dolomit, Sandstein-Kalkmatrix, CaCO_3 -substrat bis hin zum Basaltgestein);
- aus geografischer Sicht befinden sich die bevorzugtesten Substrate im äquatorialen Gürtel; die Küstenmorphologie (facies) in Form der Steilheit, Neigung, Sedimenttyp, Geröll, etc. bedingen eine entsprechende bioerodierende Artengemeinschaft; i.e. Mikrobohrer an *Foraminifera*; Bryozoakolonien (moss animals) haben ein Exoskelett welches wiederum das Substrat derart beeinflusst dass man anhand der Erosionserscheinung auf die Art rückschliessen kann.

Die Basalterosion die vorwiegend im Gezeitenbereich vorkommt (tieferes Subtital), wird durch *Diadema mexicana* (Seeigel) und *Alpheida sp* (Pistolenkrebse) bewerkstelligt. Diese Organismen generieren das sogenannte "klassische Sediment" (Begriff der Paleontologie) in einem Ausmass das jenes der Mollusca bei weitem übertrifft. *Diadema sp.* dringt dabei in Spaltenrisse (tektonischer oder verwitternder Natur) ein und bohrt sich entlang der Bruchkante in das Substrat.

Die Entstehung von Biokarst an Kalkküsten beruht ebenso auf Bioerosion, dem synergistischen Zusammenwirken von Biokorrosion durch Endolithen und Bioabrasion durch Abweider. Die kumulative Wirkung führt zu einem Küstenabbau mit hochprofiliger Oberfläche entlang dem Küstenprofil. Die Reliefbildung ist nur minimal durch Regen und Spritzwasser bedingt - das meiste wird durch die Organismen geleistet. Unter dem Einfluss von Umweltfaktoren entwickelt sich eine Zonierung der Organismen, die ihrerseits eine Zonierung der Erosionsraten und Biokarst-Formen wie Felslöcher, Felsstümpel und Kerben verursacht.

Untersuchungen an Küsten von harten quartärem Kalkgesteinen Australiens zeigten, dass im Gezeitenbereich gelegene Felsflächen mit gleichmässiger Geschwindigkeit von ungefähr 1mm/Jahr abgetragen werden. Die Abtragung ist das Ergebnis sowohl der Bioerosion als auch der Korrosion. Das Ausmass der Abtragung nimmt rapide mit der Höhe über dem Meeresspiegel ab (erodieren nur wasserbedeckte oder -benetzte Substrate).

Das Resultat der Weidetätigkeit der verschiedenen Organismen erzeugt daher weitgehend gleichartige Sedimente (Silt-Feinsand). In REM-Untersuchungen zeigte sich die Substrat-Oberfläche als ein Netz welches mit konzentrischen Bohrungen überzogen ist. Diese Perforationsmuster wirken sich wie Soll-Bruchstellen auf die abzulösenden Partikel aus – unabhängig vom jeweiligen Bioerodierer und dem verwendeten "Werkzeug".

Die Küstenzonierung wird von physiko-chemischen und biologischen Faktoren bestimmt. Zu ersteren zählen die Gezeiten, Wellenschlag, Gischt, und mechanische Wirkungen des Wassers, extreme Temperaturen und Temperaturgradienten an der Luft-Wasser-Grenze, Sonneneinstrahlung und Regen, die Küstenmorphologie, Substrateschaffenheit und die chemische Zusammensetzung des Küstenwassers.

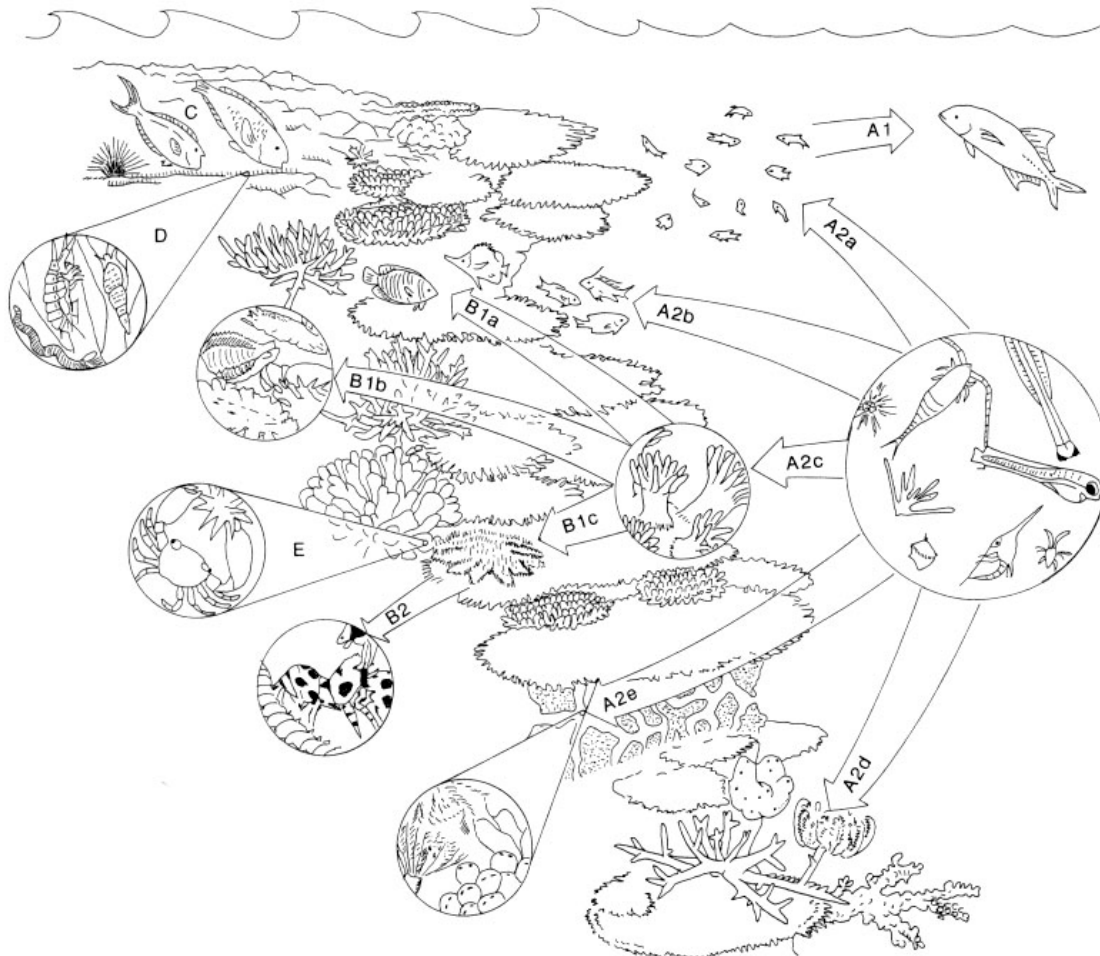
Wichtige biologische Faktoren sind Toleranz und Anpassungsfähigkeiten der Organismen gegenüber den wechselnden physiko-chemischen Bedingungen, zwischen- und innerartliche Nahrungs- und Raumkonkurrenz, trophische Beziehungen (incl. Raub).

Organismen der Bioerosion:

Microbioerodierer: Rhizoide von Grün- und Rotalgen, im weiteren Cyanofyta, Bakterien, Pilze und Flechten;

Macroerodierer: Porifera, div. Würmer (Polychaeta, Sippulidae, Foulidae??), Echinodermata (Seeigel), weniger jedoch Asterozoidea (*Acanthaster planci*) obwohl sie als Wegbereiter dienen;

- Weichtiere: viele Mollusca die mit ihrer Radula wie die *Chitons* (Käferschnecken) das Hartsubstrat beweidern; Bohrmuscheln wie z.B. *Lithophaga sp.*; Gastropoda die mit ihrer Proboscis Muscheln perforieren; Tintenfische wie *Octopus sp.* die das Kalksubstrat durch ihre Aktivität beanspruchen; Schnecken der Art *Patella sp.* hinterlassen durch ihre abweidende Aktivität Kriechspuren; Weichtiere sind in der Lage kalkhaltige Schalen aufzubauen und zu resorbieren;
- Arthropoda, im speziellen *Cirripeda* sind ebenso in der Lage bioerosiv zu wirken;
- Vertebratae, vom Fisch über Schildkröten bis zum Menschen, tragen ebenso zur Bioerosion bei; speziell der Mensch kann dabei in Riffen erheblichen Schaden anrichten (reicht vom Reefwalking bis hin zur Zementherstellung aus Riffmaterial); so weiden aber auch Schildkröten den Algenteppich von gebleichten Korallen ab.



↑ Major predators and herbivores on modern coral reefs with inferred trophic pathways. Zooplankton (including larvae) enters the reef front and is preyed upon by consumers including planktivorous fishes (A2a - "wall of mouths"), benthic fishes (A2b), and suspension feeders on open surfaces (A2d) and in reef cavities (A2e). Planktivores may be preyed upon by piscivores (A1) and corallivores (B1a-c). Herbivory (C) may involve indirect predation (D), and free-living symbionts that derive food from their coral hosts (E). Not to scale - Glynn 1988.

Internal Bioeroders

Microborers Algae, Fungi, Bacteria
 Macroborers Sponges (*Clionidae*)
 Bivalvia (*Lithophaga*)
 Barnacles (*Lithotrya*)
 Sipunculans (*Aspidosiphon*)
 Polychaetes (*Eunicidae*)

External Bioeroders

Parrotfish (*Scaridae*)
 Pufferfish (*Arothron*)
 Hermit crab (*Aniculus*)
 Limpet (*Acmaea*)
 Urchin (*Diadema*)
 Chiton (*Acanthopleura*)

Animalia: Major groups of predators, herbivores, and bioeroders on modern coral reefs (Wood 1999)

Group	Ecology	Group	Ecology
Porifera Clionidae Hemiasterellidae Suberitidae Jaspidae	Etchers (Borers)	Annelida - Polychaeta Nereidae, Eunicidae, Dorvillidae	Herbivores (non-denuding) and corallivores
Mollusca Polyplacophora Gastropoda: i) Archaeogastropods + Mesogastropods i) Patellacea i) Nudibranchs i) Prosobranchs Bivalvia: i) Lithophagidae	Herbivores (scraping) Herbivores (non-/and denuding) Herbivores (scraping) Corallivores -" Borers	Pisces Perciformes: i) Labridae i) Scaridae i) Acanthuridae i) Pomacentridae i) Chaetodontidae i) Blennidae i) Kyphosidae Tetradontiformes: i) Balistidae i) Monacanthidae	Carnivores Herbivores (excavating) -"- (denuding) -"- (non & -"-), coralliv. -"- non-denud., coralliv. Herbivores (denuding) -"- (-"-) -"- (non-den), coralliv. -"- (-"-), -"-
Echinodermata Echinoidea: i) Diadematoidea i) Arbacioidea i) Temnopleuroidea i) Echinoida Asteroidea:	Herbivores & corallivores (excavating) Herbivores (excavat.) -" -" corallivores	Arthropoda i) Isopoda i) Amphipoda i) Decapoda	Herbivores (non-denud.) -"- (-"-) corallivores

Anhand der Küstenzonierung eines Hartboden-Abschnittes im nördlichen Mittelmeer sollen die Faciesbereiche näher dargestellt werden:

- In der grünen Zone (entspricht der biogenen Hohlkehle) stammt die Farbe von den epi- und endolithischen Grünanlagen. Sie bildete sich nach der Vernichtung und Verhinderung der Neuentwicklung des Makrofytals (*Cystoseira*, *Lithophyllum* etc.) im unteren Intertidal ab (z.B. durch Massenaufreten des Seeigels *Paracentrotus lividus*).
- In der weissen Zone verhindert intensives Abweiden der Schnecken *Patella coerulea* und *Monodonta turbinata* weitgehend die Ansiedlung von epilithischen Algen und reduziert die epilithischen Anteile der endolithischen Cyanofyten. Daher entspricht die Farbe dieser Zone am ehesten der des Gesteins. Nach Schneider (1976) sind die weissen Krusten der Rotalge *Lithophyllum cristatum* und das Grau des endolithischen Cyanofyten *Mastigocoleus testarum* ausschlaggebend. An der untersuchten Küste kam *Lithophyllum* aber nur lokal, bei stark ausgehohltm Relief in der weissen Zone vor, das sonst eher niedrig ist. Die seitliche Ausbreitung der Zone ist fleckig, sie wird oft durch dichte Bedeckung durch *Mytilus galloprovincialis* oder *Fucus virsoides* ersetzt.
- Die gelbbraune Zone entsteht durch Cyanofyten und in geringerem Ausmass durch die Gesteinsfarbe. Das Relief wird durch viele Höhlen im Millimeter- und Zentimeter-Massstab gekennzeichnet.
- Die dunkelbraune Zone wird hauptsächlich von der Farbe der Cynaofyten verursacht und die Oberfläche ist meist noch stärker zerlöchert als die gelbbraune.
- Die blauschwarze Zone wird insbesondere von den endolithischen Cyanofyten gefärbt und die oberste, graue Zone von Epilithischen. Eine Flechtzone im Sinne von Schneider (1976) konnte nicht unterschieden werden. Insgesamt werden diese Bereiche als lithofytischen Zone zusammengefasst.

Teil II - Endolithische Bioerosion (ohne Bivalvia)

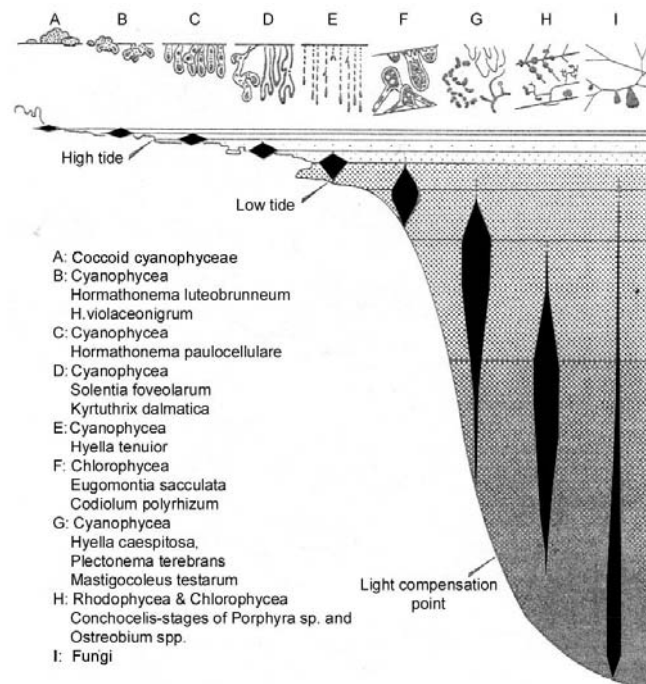
Als Mikrobohrer werden all jene Organismen angesehen die rund 1-100µm gross sind (abhängig vom Verzweigungsgrad); die microerodierenden Organismen arbeiten überwiegend mit chemischen Methoden; erst bei macroerodierenden Organismen kommt die mechanische Komponente hinzu.

Die chemische Erosion kann dabei durch Carboanhydrasen, ionenaustauschenden Mucus (gelatisierend), auf Säurebildnern, oder anderen Mechanismen erfolgen; i.e. die chemische Erosion kann daher sehr vielfältig sein. Um als chemischer Bioerodierer erfolgreich zu sein muss der Organismus in direkten Kontakt mit dem Substrat stehen; d.h. dass die Kontaktzone meerwasser-arm sein muss um Verdünnungseffekte der abgegebenen Chemikalien klein zu halten und dadurch eine hohe erodive Wirkung zu erzielen.

Autotrofe Microerodierer (*Cyanobacteria*, *Cyanophyceae*) sind auf die fototrofe Zone beschränkt; bei heterotrophen Organismen dient das organische Substrat der darunterliegenden Trophieebene als Energiequelle. Um an selbiges heran zu kommen müssen diese Organismen daher in der Lage sein evtl. Schutzrichtungen (Schalen etc.) durch chemische, oder mechanische Angriffe zu überwinden.

Viele Mikroorganismen lassen sich einer Tiefenzonierung zuordnen; die Ausbildung charakteristischer Bohrspuren, kann daher indirekt als taxonomischer Schlüssel genutzt werden (wenn auch sehr ungenau); diese Zonierung kann daher in umgekehrter Weise als Bioindikator hinsichtlich lokaler ökologischer Auswirkungen herangezogen werden. Weiters lassen sich diese Hinweise dazu nutzen um an Informationen geologischer Natur zu gelangen (z.B. früher Meeresspiegel, etc.).

Die Licht-Durchdringung des Meerwassers, die regional sehr variiert, wirkt sich auf den Kompensationspunkt der Algen aus (die Tiefe, in der sich Fotosynthese und Respiration ausgleichen) und damit auf die Grenze ihrer Tiefenverteilung. Davon sind heterotrofe und saprotrofe Organismen nicht betroffen, sie können bis in abyssale Bereiche vordringen. Im Intertidal-Bereich ist die Tiefenzonierung eher eng gesetzt; mit zunehmender Tiefe hingegen können diese Organismen grössere Tiefenbereiche abdecken.

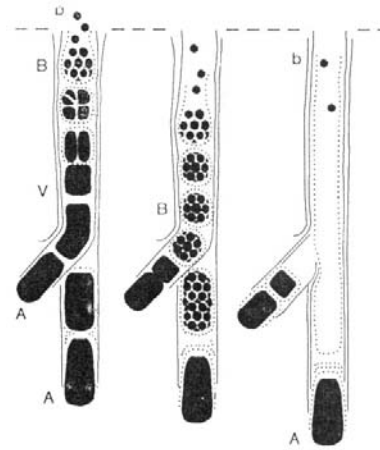


↑ Relative vertical distribution of recent marine microboring assemblages, as controlled by light penetration and water supply in the habitat, superimposed on an idealized coastal profile.

Bacteria (Prokaryota): Several species of cyanobacteria, formerly known as blue-green algae, are capable of chemically eroding reef rock from the splash zone to depths of at least 75m. Species of *Hyella*, *Plectonema*, *Mastigocoleus*, and *Entophysalis*, for example have been found on limestone surfaces, inside cavities, and penetrating rock. Cyanobacteria have been implicated in the erosion of lagoon-floor sediments on the Great Barrier Reef, amounting to the dissolution of between 18 to 30% of the sediment rate.

Hyella vacans bohrt apikal, die älteren Zellen fragmentieren im Laufe der Wachstumsphase und werden ins freie Meerwasser abgegeben um so die Lichtaufnahme der apikalen Zellen zu erleichtern.

Hyella vacans: diagrammatic presentation of different developmental stages. (A) apical cell; (V) vegetative cell; (B) baeocyte mother cell; (b) baeocytes; cell diameter 10µm. →

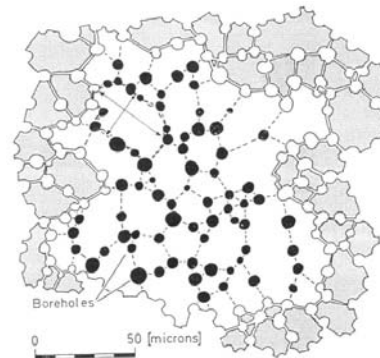


Die Cyanobacteria *Hyellia ceaspitosa*, *Plectonema terebrans* und *Mastigocoleus testarum* sind lokal häufig (vom Intertidal bis in 30m Tiefe). Im seichten Wasser bestimmen andere Faktoren die Verteilung des Mikrobohrers. Durch Wellenschlag bewegtes Sediment wird nicht so leicht von Mikrobohrern besiedelt; in geschützten Lagen jedoch wird davon mehr bebohrt.

In Hochenergie-Lagen werden häufig unter dem sich bewegenden Sediment begraben, was den Befall reduziert (meist auf die Art *Hyella ceaspitosa* beschränkt).

Jene mikrobiellen Endolithen wie *Hyella sp.* bilden kleine Depressionen im Substrat - letztendlich erscheint das Substrat weitgehend zerfressen (siehe Bild).

The grain-size distribution of substrate particles rasped away by grazing organisms (gastropods, echinoids) is obviously predetermined by the pattern of boreholes produced by endolithic micro-organisms (mainly cyanobacteria). Lines with narrow standing boreholes act as predetermined fracture lines (dotted lines). The arrows (upper left) correspond to the dimension which were used for the classification of the theoretical grains (dotted) - Torunski, 1979. →



Fungi (Kingdom of): Twelve genera belonging to the Deuteromycota or “*Fungi imperfecti*“ have been isolated from a variety of scleractinian corals. Fungi are capable of deep penetration into coral skeletons by chemical dissolution. The hyphae produce narrow borings and penetrate the deepest recesses of any calcareous skeleton. Fungi have also been implicated in the etching of calcareous surfaces, the weakening and dissolution of calcareous sediments, as well as the calcareous tube linings of various endoliths.

Die Fruchtkörper und die Hyphen von *Ascomyceten* wurden in den Kalktapeten von *Terriliniidae* (Schiffs-Bohrwürmer) gefunden; da Pilze überwiegend als Saprophyten wirken, findet man sie in allen Bereichen der Organismenwelt; Beispiele: in Holz lebende Pilze (*Cirenalia sp.*, *Halosphaeria sp.*, *Remispora sp.*, *Pharicidia balani*). Jene Arten die bevorzugt Muscheln befallen, müssen daher in der Lage sein die kalkhaltige Schale an einer Stelle durch zu erodieren. Saprobe Organismen wie die Fungi kommen daher gehäuft in grösseren Tiefen vor; deren optimaler Tiefenbereich reicht daher von der unteren Intertidal-Zone bis hinunter in grosse Tiefen (Abyssal).

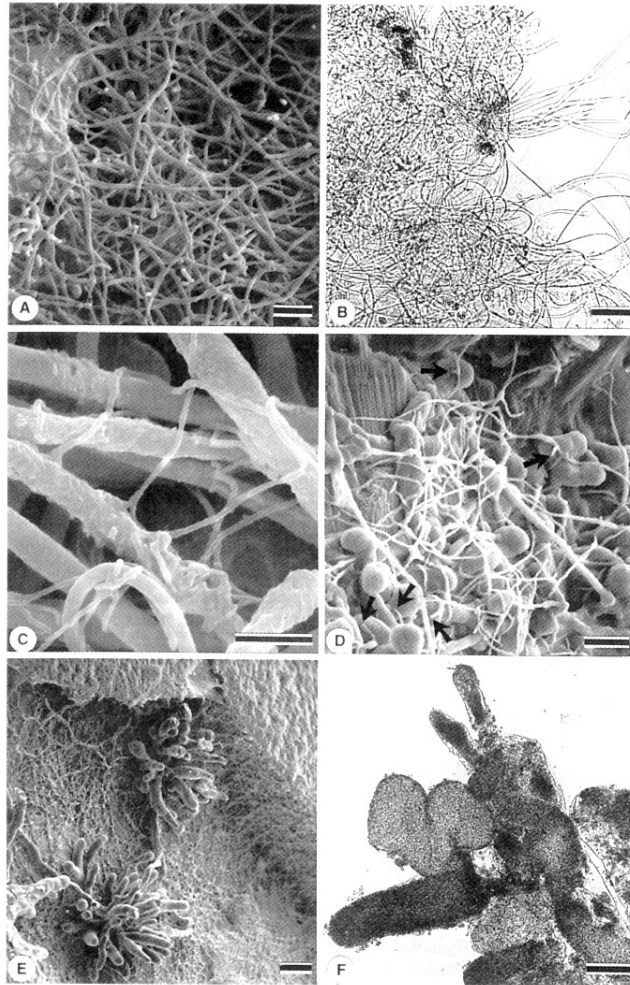
Algae (Plantae): Green (chlorophyta) and red (rhodophyta) algae have been implicated in the erosion of rock. Green and red algae occur only on limestone surfaces, in cavities, and within coral skeletons. Freshly fractured corals often reveal layers of green banding a few centimeters beneath the live coral surface. The green color is due to the presence of chlorophyll pigments, which intercept light passing through the coral's tissues and skeleton (*Ostreobium* band).

Algen wie *Ostreobium sp.* (Schumacher) befinden sich sogar einige Zentimeter im Korallenstock und wirken dort bioerosiv auf das soeben abgelagerte CaCO₃-Skelett (Lichttransparenz des Korallenstockes spielt dabei eine Rolle). Die grünliche Schicht wird fälschlicherweise oft als *Ostrobium*-Band bezeichnet, denn diese Ausbildung wird auch von *Codiolum*, *Entocladia*, und *Phaeophila* gebildet. Die Bedeutung bohrender Algen als Bioerodierer ist aber dennoch kontrovers. Manche Autoren behaupten sie seien unter den destruktiven Formen der Rifferosion, während andere an ihrer geringer Schadenswirkung festhalten.

Ostreobium quekettii bilden Algenhallen aus (Ø2-5µm) die wie ein Netzwerk auf das Hartsubstrat aufwachsen und von der Oberfläche aus in das selbige einwachsen; aufgrund des limitierenden Faktors Licht, ist die Eindringtiefe in das Substrat begrenzt; erst ein weidender Organismus der die oberflächlich anhaftende organische Substanz samt Hartsubstrat aberntet, erlaubt den eingeschlossenen Algen den Licht-Kompensationspunkt zu überschreiten um die bohrende Tätigkeit wieder aufzunehmen.

Anmerkung: *Acetabularia* sp. bildet rhizomartige Fortsätze aus die wie Zellen von *Ostreobium* sp. strukturiert sind.

Bei Algen spielt natürlich die Wassertrübung (Turbidität) eine Rolle; d.h. je trüber das Wasser desto weniger tief bzw. geringer deren Aufenthaltsort sowohl auf als auch endolithisch im Hartsubstrat. Viele Arten bedienen sich der Lichtleitung in dem die Thalli so ausgerichtet werden dass Licht an der Substrat-Oberfläche gesammelt und in den apikalen Teil weitergeleitet wird. Weiters gilt dass sich die bohrende Tätigkeit je nach Substrat-Ausrichtung verändert; i.e. ist die Substratfestigkeit in einer Richtung gegenüber der anderen erleichtert (abhängig vom Kristallgitter) so wird von den Organismen die leichtere Abbau-Ausrichtung angestrebt.



Photomicrographs of endolithic microboreers in limestone substrates.

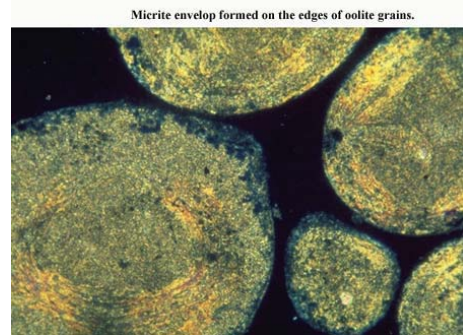
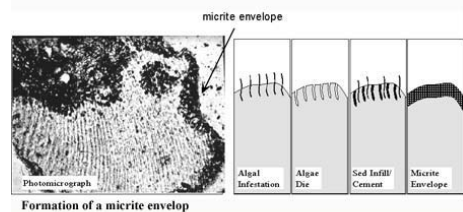
Cyanobacteria: (A) *Plectonema terebrans* scanning electron micrographs (SEM) of plastic casts of filaments in an acid-etched shell; (B) *P. terebrans* transmitted light micrographs (TLM) of filaments isolated by dissolution.

Fungi: (C) SEM of plastic casts of fine fungal hyphae interwined with the larger filaments of *P. terebrans*; (D) SEM of fungal borings covering and possibly feeding (arrows) on the underlying cyanobacterium.

Chlorophyta: (E) *Ostreobium brabantium*, SEM of plastic cast of large radiating growth form in an acid-etched shell fragment; (F) *O. brabantium*, TLM of filaments isolated by dissolution.

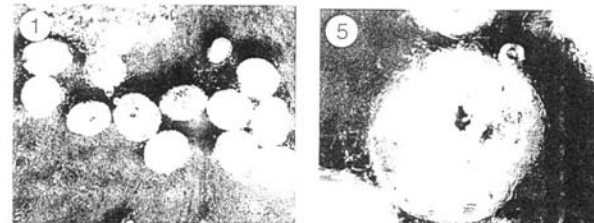
Scale bars: A = 50µm, B = 40µm, C = 5µm, D = 25µm, E = 200µm, F = 100µm (May et al., 1992).

Ooids: sind Kalk-Pellets unbelebtter Materie wie sie im Gezeitenbereich häufig anzutreffen sind.



↑ Formation of a micrite envelop (top) and micrite envelop formed on the edges of oolite grains (below).

Je nach Anbindung an das darunterliegende Hartsubstrat findet man sie lose oder agglomeriert in Paketen vor. An die agglomerierten Ooids wurden daher Organismen sowohl aus der Gruppe der Cyanobacteria als auch jenen der Chlorofyta entdeckt; an die Ooids die mobil dem Substrat aufgelagert waren konnte nur ein cyanobakterieller Besatz festgestellt werden. Mikrobohrer sind in der Lage rund 30µm in das Substrat einzudringen; dadurch das Beweidung stattfindet ist es den verbleibenden Organismenresten möglich den erodierenden Prozess weiter fortzuführen, sodass die Beweidung eigentlich eine Beschleunigung des Erosionsprozesses darstellt.



↑ (1) fixed ooids with surrounding embedding resin; (5) infested, but intact ooid, showing microborings along the surface.

Sponges (Porifera): The most important genera of siliceous sponges known to bore into calcareous substrata are *Cliona*, *Anihsigmella*, and *Sphaciospongia*, of the order Hadromerida, and *Siphonodictyon*, order Haplosclerida. Clinoid sponges are among the most common and destructive endoliths borers on coral reefs worldwide. Upon splitting open infested corals, clinoid sponges are revealed as brown, yellow, or orange patches lining the corroded interiors of the coral skeleton. Sponge boring is accomplished by amoebocytes that etch and chip minute calcareous fragments from the limestone substrata. The ends of etching amoebocytes flatten against the calcareous substratum and extend fine pseudopodial (filopodia) sheets into the limestone at the cell periphery. The filopodia coalesce centrally, uplifting the hemispherically shaped carbonate chip.

Die Methodik des Kalkabbaues durch diese Schwämme ist eine rein chemische, wobei Archeocyten das Substrat anätzen (Plasmolyse - die Zellen sterben dabei ab) und dabei kleinste flächenrissige Ausläufer bilden die sich etwas

weiter tiefer im Substrat wieder treffen und kleine Bruchstücke mehr oder weniger freilegen. Der Substratchip wird letztendlich durch die Aktivität der Filopoden in den Strömungskanal befördern.

This cutting is accomplished by enzymes that simultaneously dissolve calcium carbonate and the organic matter matrix of skeletons. At the end of this process, both the chip and the etching cell are transported away from the site of erosion and are expelled from the sponge.

Six celltypes can be identified in boring sponges: pinacocytes, collencytes, gray cells, sclerocytes, choanocytes, and archeocytes; apical filopoda (of archeocytic origin) are the main agents that are responsible for the etching of chips from the substratum.

Um den Kollaps der tragenden Struktur zu verhindern, werden "Probekanäle" ins Substrat geätzt auch um zu erkunden ob nicht schon benachbart ein Gangsystem vorhanden ist.

C.lampa legt daher auch nach einigen Millimeter Bohrlänge einen Spülkammer an, die etwa 0.5-1mm im Durchmesser misst. Die Erosionsrate von Clionidae ist vom Substratangebot abhängig; the genus is common in all oceans except for the arctic (Füllerer'74). The total bioerosion in both massiv or branching coral on the GBR decreases outward across the continental shelf, paralleling trends in nutrient availability; furthermore, bioerosion is inversely correlated with the density of the substrate.

Only 2-3% of coral skeletons are dissolved chemically, with the remainder dispersed as silt-sized chips. These oval-shaped (fetched) chips are easily recognized in sediments and have been found to contribute up to 30-40% numerically to the fine silt fraction of sediments on Pacific and Caribbean reefs.

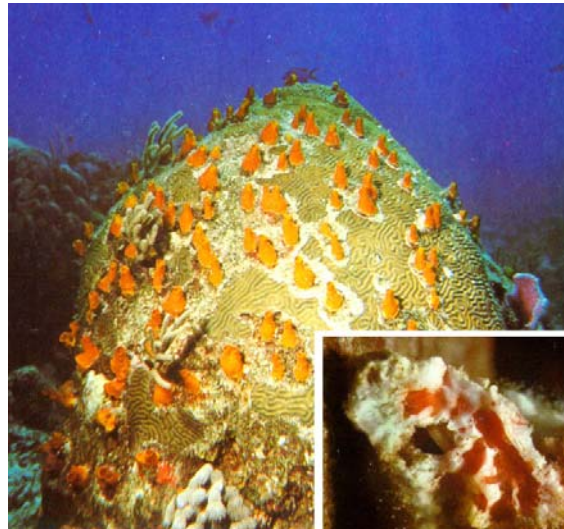
An den Riffhängen vor Jamaica wurden in 30m Tiefe grosse Areale mit von Bohrschwämmen befallenen Korallen gefunden (*Cliona* sp.).

i) Bohrschwämme befallen jedes Hartsubstrat.

i) Die Korallenmatrix wird unterwandert, Korallenstöcke brechen ab, fallen in die Tiefe wodurch der Koralle noch mehr Licht entzogen wird und der Schwamm denn Abbau im geschwächten Tier beschleunigen kann.

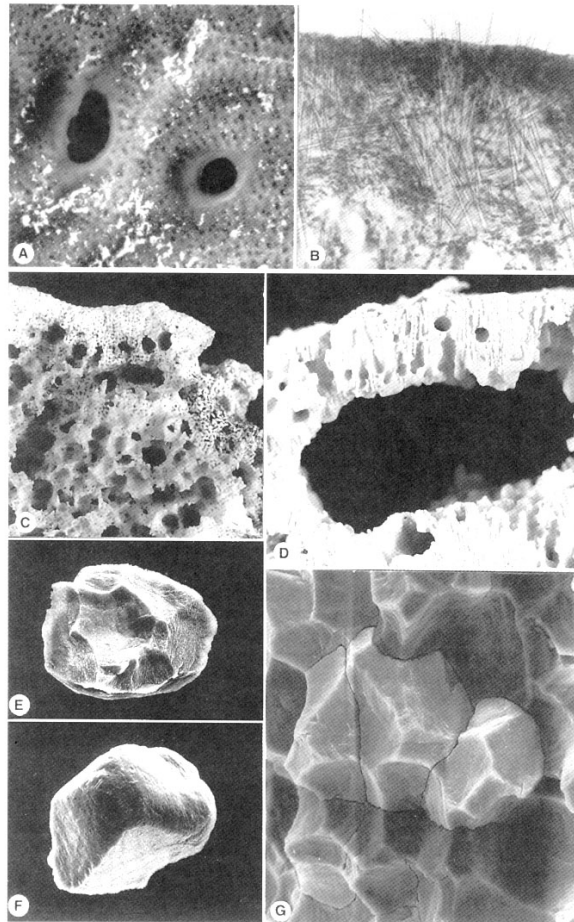
Das Feinsediment der Bohrschwämme trägt massgeblich zur "Schlammabildung" am Riff bei; it is suggested that the very fine calcerous flakes ejected by active boring sponges contribute to the large volumes of mud produced in reef communities (Goreau, Hartman '63).

Die meisten Schwammarten arbeiten nur rund 50% des Hartsubstrates auf, doch einige wenige Arten sind in der Lage das Hartsubstrat gänzlich aufzulösen. Dabei durchlaufen sie mehrere Fasen (α -, β -, γ -fase) wobei letztere Fase die völlige Auflösung des Korallenstockes bedeutet und nur das Schwammgerüst übrig bleibt. In jenen Fällen wo der Schwamm nur die Hälfte des Substrates aufarbeitet, erkennt man den Befall nur anhand der Osculi die aus der Hartsubstrat-Oberfläche herausragen.



↑ Der gelbe Bohrschwamm *Siphonodictyon coralliphagum* hat eine mächtige Kolonie der karibischen Hirnkoralle *Diplora* sp. Durchwuchert; äusserlich sind jedoch nur seine Osculi sichtbar, die das Wasser ausleiten.

Insert: ein äusserlich unversehrter, von Polypen überzogener Zweig von *Stylophora pistillata* ist bereits weitgehend von einem roten Bohrschwamm der Gattung *Cliona* ausgehöhlt.



← Boring sponges in limestone substrates (magnification: A,C,D, x3; B x 140, E,F x 1500; G x 600):
 (A) two osculi of *Cliona lampa* visible on the surface of a massive *Diplora* coral.
 (B) Vertical section through peripheral region of *Sphaciospongia othella* revealing abundant spicules.
 (C) Chambers of *Cliona dioryssa* in porous coral rock.
 (D) A large tunnel running below the surface of coral rock excavated by *S.othella*.
 (E) Upper scalloped and
 (F) lower convex surfaces of isolated limestone chips discharged through the osculum of *Cliona lampa*.
 (G) Group of chips etched from substratum by *C.lampa* but still in place.

Die Erosionsraten von Clionidae (*Cliona lampa*, *C.celata*, *Cliothisa sp.*) oder jener der
 i) Adocidae (*Siphonodictyon sp.*) bzw.
 i) Spirastrellidae (mediterrane Arten) sowie
 i) Ichnogen (fossile wie *Entobia sp.*),
 kommen durchwegs auf Spitzenwert-Abbauleistungen von $<23\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ (belegte Daten von *C.lampa*); längerfristig führt das zu einer Abbaurrate von rund 1m Küstenstreifen in 70 Jahren. Im Vergleich dazu liegt der intertidale Abbau durch die Schnecken bei nur 1mm/a. Diese Daten belegen den gewichtigen Effekt der Bioerosion durch Bohrschwämme.

Die Sedimentfracht der Bohrschwämme kann bis zu 30 / 40% des gesamten Sediments in einem Riffsystem ausmachen! Schätzungen gehen von einer Abbauleistung von rund $700\text{cm}^3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ aus. Jedoch bremst sich dieser Wert bei Vorhandensein von konkurrierenden Arten wiederum ein (Hochrechnung bezieht sich auf unberührtes Hartsubstrat).

Daher werden rund $256\text{g}\ \text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ als realer Mittelwert anerkannt, wobei rund 97% des abgearbeiteten Materials primären Substratursprung hat, wodurch sich eine definitive Abbaurrate von rund $250\text{g}\ \text{CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ berechnen lässt.

C.lampa schafft eine Abbauleistung bei der Steinkoralle *Montastrea annularis* von rund 1.2-2.3cm/a, bei *Siderastrea sp.* rund 2cm/a;

In porösen Substraten kann *C.lampa* sogar mit bis zu 8cm/a in das Substrat vordringen, wohingegen festere Substrate unter 2cm/a Bohrleistung liegen.

Eutrofierung durch Abwässer kann jedoch das Riffsystem zugunsten der Schwämme verschieben. Durch den Befall von *Cliona sp.* konnte gezeigt werden dass:

	Erodiert v. <i>Cliona sp.</i>	<i>Cliona</i> -Biomasse	Befallsintensität
<i>Cliona</i> -Befall im Kontrollbereich:	$19\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$	$1\text{g}/\text{m}^2$	30%
<i>Cliona</i> -Befall im Epidemiebereich:	$87\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$	$4\text{g}/\text{m}^2$	70%
compare Glynn, 1997: 74	$23000\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$	Heavily infested limestone substrates	

Polychaeta (Annelids): Polychaete worms that bore into rock are enormously abundant in certain environments. Various species in the following families typically form circular holes 0.5-2mm in diameter that penetrate up to 10cm into the interiors of coral skeletons: Cirratulidae, Eunicidae, Sabellidae, and Spionidae. The following mechanism of boring has been reported for few polychaete species. Some eunicids employ their mandibles to excavate. Spionids bore mainly by chemically, with some removal

probably due to mechanical abrasion by saeta. Cirratulid and eunicid species are predominantly deposit feeders whereas sabellids and spionids are mainly filter feeders.

Polydora sp. die sich von Detritus ernähren nutzt die Sommermonate zum Ausbau der Wohnröhre. Mit zunehmender Wurmgrösse bilden sich hantelförmige Rohr-Querschnitte. Da die Tiere einzeln und nicht als Kolonie auftreten werden ausgedehnte Gangsysteme angelegt in welche sich das Tier zurückziehen kann. Die Gänge von *Meandropolydora sp.* sind eher U-förmig ausgeprägt und können von <1mm bis 5mm im Durchmesser angelegt sein. Durch Feldspat-Untersuchungen (transparenter Kristall) konnte man zeigen das die Tiere ihr Gangsystem chemisch über Sekretabgabe anätzen (gilt auch für biogenes Hartsubstrat - vom Schalentier bis zum Korallentier). Die Substratdichte ist ausschlaggebend wie rasch eine Wohnröhre ausgeätzt werden kann (schwankt zw. Tagen und Wochen). Der Filterapparat der Bohrwürmer (i.e. Giant Saeta of X-mas-tree) bestimmt dabei lediglich den Bohr-Durchmesser der Wohnröhre. *Polygora sp.* kommt zu 25% auf Hartoden-Austern vor, wohingegen Weichboden-Austern schon bis zu 55% befallen sein können (Substratmangel spielt eine Rolle); hier konnte man fallweise ein *Polygora*-Dichte von 100 Ind./cm² feststellen.



↑ Der röhrenwurm *Spirobranchus giganteus* (X-mas-tree) fängt mit seinen spiralig aufgebauten und fein gefiederten tentakelkronen kleinstplankton.

Crustacea (Arthropods): Barnacles, shrimps, hermit crabs, and other kinds of crustaceans can erode rocks. Barnacles and shrimp are endolithic borers, producing cylindrical chambers, whereas hermit crabs are external bioeroders that abrade live surfaces (e.g. corals). Three groups of barnacles contain species that reside in skeletons of dead corals, namely i) Thoracica.... *Lithotrya sp.* (similar to the mollusc *Drupa sp.*)

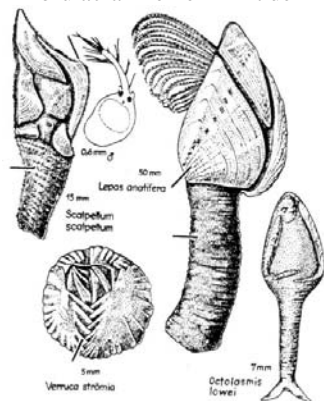
i) Acrothoracica.... *Thrypetesa sp.*

i) Ascothoracica.... die kleinsten Vertreter unter den Cirripeda

Members of the latter two taxa occupy small, millimeter-sized vacuities that keep pace with the growth of the host coral, that is, they become embedded within the coral skeleton without causing extensive erosion. *Lithotrya* species - of thoracican barnacles - erode 2-10cm long oval-shaped cavities on the undersides of reef rock and beach rock in shallow, agitated waters. The barnacles basal plate is attached at the innermost end of the cavity and the body hangs downward toward the opening with cirri exposed to food-bearing currents. The cavities are formed apparently by mechanical abrasion effected by calcified plates that cover the barnacle's body. Adjacent tubes of boring *Lithotrya* are commonly interconnected, and heavily infested limestones are thoroughly honeycombed and subject to frequent breakage.

Die Rankenfuss-Krebsler (Cirripeds or Barnacles) setzen sich dabei aktiv in weiche und harte Substrate. Die dominierende Rolle der Cirripeds als Bioerodierer befinden sich unter den Acrothoracica; da die meisten Vertreter dieser Gruppe im Gezeitenbereich vorkommen und sackartige Bohrlöcher anlegen sind sie aufgrund ihrer Kleinheit (<1mm) nicht nur auf Hartsubstrat zu finden sondern können auch auf weichen Substraten (von der Walhaut bis zum Rostrum von Riesen-Cefalopoda - wenn auch fossil). Sie parasitieren daher auch Seeigel und Korallen.

Die Positionierung ihrer Sackung ist so gewählt das sie in strömungsexponierten Stellen zu finden sind; i.e. erhabene Teile des Gehäuses einer Schnecke, am Strömungseinfall von z.B. Sanddollars (neben den Ambrulacral-Reihen - mit dem Zweck dass die Wasserströmung die Filtereffizienz maximiert).



Die Sackung wird wiederum rein chemisch aus dem Substrat herausgeätzt, indem die Cyprius-Larve sich zuerst punktuell an das Substrat anheftet und sich fortlaufend immer tiefer darin einbettet.

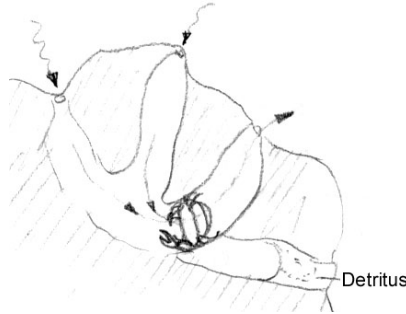
Lithotrya sp. ist ein wesentlich grösserer Vertreter der Cirripeds (kann bis 10cm lang werden). Es besitzt ein Haftungsorgan am apikalen Ende und lässt nur den bezanzerten Teil aus dem Substrat herausragen. Diese Tiere arbeiten allerdings nicht nur chemisch (punktuelle Anätzung des Substrats um Selbstauf-lösung zu vermeiden) sondern unterstützen ihre bohrende Aktivität durch mechanische Bewegungen.

Pyrgoma sp. und *Creusia sp.* setzen sich bevorzugt im CaCO₃-Skelett von lebenden Korallen fest; bedingt aber dass sie das brauchbare Substrat welches unter dem lebendem Gewebe (Coenosarc) vorliegt, erkennen müssen.

← Einige Vertreter der Unterklasse Ascothoracidae

Isopoda (*Limnoria sp.* als Holzerodierer und *Spheroma sp.* als Sandstein-Erodierer),
Decapoda (Alpheidae, hier *Alpheus saxidomus* = Pistolenkrebs, *Crangon sp.*, *Brachyura sp.* und Vertreter der Callianassidae im speziellen die Arten der *Pomatogebia (=Upogebia) operculata*).

Alpheus simus a pistol shrimp, chemically bores into coral rock on Caribbean reefs and causes considerable erosion on some Costa Rican reefs. The hammer dactylus at the first pereopod enables the animal via a pressurized haemolymphic chamber the mechanical disintegration of the substrate. Male/female pairs excavate 10-15cm diameter chambers that penetrate as deep as 15cm into dead coral rock. *Alpheus saxidomus* (Pistolcrab) im juvenilen Stadium bildet nur U-förmige Röhren in den Basalt, die adulten Stadien hingegen ausgeprägte Gangsysteme. Durch die mechanische Zerkleinerung kommt es vor das der Hammer durch die schlagartigen Belastungen stark abgenutzt wird. In solchen Fällen muss der Krebs bis zur nächsten Häutung pausieren.

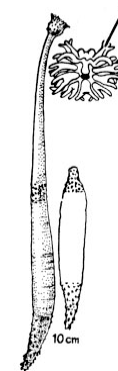


Pomatogebia operculata ein 10-füssiger Kleinkrebs lebt paarweise in Gangsystemen von Korallen; dabei versiegeln sie die Einström- und Ausström-Kanäle bis auf eine kleine Öffnung sodass andere Kleintiere nicht so leicht in das Wohnsystem eindringen können.

Lediglich ein Notausgang der provisorisch mit Detritus versiegelt ist, gestattet es den Tieren bei Notwendigkeit den Wirt aufzugeben. Das Gangsystem ist den Tieren entsprechend angepasst. Damit die Pumpaktivität (generiert durch das Telson) effizient bleibt ist der Durchmesser so angesetzt dass die Tiere gerade noch in das Röhrensystem hinein passen.

Protostomia (Sipunculi): Although it is well known that species in several genera of sipunculans (peanut worms) penetrate coral skeletons, there is no general agreement on the overall importance of these bioeroders. Sipunculan borings are cylindrical and pencil sized or slightly smaller, ranging from straight to sinuous and from near surface to several centimeters deep in skeleton, depending on the species. While feeding, sipunculans extend their introverts outside of their cavities and appear to ingest debris, sand, and algae. The exact manner of boring is not known, but may involve both chemical dissolution and mechanical abrasion. Diese Tiere kommen in kalkigen Fels gehäuft vor. Die Papillen und epidermalen Drüsen die über dem ganzen Körper verteilt sind (*Phascolosoma sp.*, *Lithaciosphon sp.*), sorgen wiederum für die anätzende Funktion; allerdings kommt bei diesen Tieren eine mechanische Komponente hinzu, i.e. hornige Platten am apikalen Ende, beschleunigen den erosiven Prozess. In einigen Fällen ist es sogar möglich anhand der Wohnröhre Rückschlüsse auf die Art zu machen.

Lysidice ninetta (Eunicidae) bohrt U-förmige Gänge in sowohl lebende als auch abgestorbene Steinkorallen (z.b. *Diplora sp.*) *Eunice mutillata* und *Hypsicomus elegans* (Sabellidae) baut verzweigte Gänge ins Substrat, deren Verbreitungstiefe geht allerdings kaum über 10m Tiefe hinaus. Die bohrende Tätigkeit wird rein mit dem apikalen Ende bewerkstelligt, die Röhren-Auskleidung die aus chitinösem Material besteht wird hingegen von der lateralen Epidermis angelegt; diese Auskleidung wiederum erlaubt es dem Tier sich von ungewollt angebohrten Nachbar-Röhren abzuschotten um den Ventilationsstrom dadurch aufrecht zu erhalten. Zur Ernährungsweise lässt sich sagen dass sich diese Tiergruppe überwiegend vom abgearbeitetem Substrat ernährt (?).



Phascolosoma vulgare

Summary of bioerodive rates (BR) by INTERNAL borers (Glynn 1997)

Taxa	BR [gCaCO ₃ /(m ² ·yr)]	Borer abundance	Particle size [µm]	Habitat	Locality
Cyanobacteria most "-" + fungi	350	Microborings permeated sediment grains	2-6	Lagoon-floor carbonate sediments	GBR
Porifera Clonid sponges	7000 - 23000	Limestone substrate	30-80	Subtidal limestone notch	Bermuda
Polychaeta cirratulid, eunicid, sabellid, spionid worms	690 840 1800	13000 ind/m ² 24000 ind/m ² 85000 ind/m ²	10-30	Fore reef slope Reef flat Lagoon, patch reef	GBR
Crustacea <i>Lithotrya sp.</i>	0.8-14	Common	2-4	Fringing reef and intertidal limestone	Barbados, Aldabra (Ind.ocean)
Sipuncula <i>Phascolosoma spp</i> <i>Paraspidosiphon</i> , <i>Lithacrosiphon sp.</i>	8	Uncommon in corals	<63	Fringing reef	Barbados
Mollusca (see part III) <i>Lithophaga nasuta</i> <i>L. laevigata</i> <i>L. aristata</i>	0.9cm ³ /yr 9000	Common 1879 ind/m ²	10-100	Intertidal limestone Dead patch reef	Aldabra (ind.ocean) Costa Rica

Teil III - Epilithische Bioerosion (incl. endolithische Bivalvia):

Bei den "Grazern" spricht man im allgemeinen hauptsächlich von den Seeigeln und Schnecken; sie weiden dabei nur soviel vom Oberflächen-Substrat ab, sodass es dem verbleibenden bioerodierenden Organismen möglich ist ihre Tätigkeit verbessert auszuüben. Die Abweider wandern mit den Gezeiten auf und ab, behalten aber ihre relative Vorherrschaft in bestimmten Zonen aufrecht (vom Subtidal aufwärts).

Die Hohlkehle (The Notch): Die Form der Hohlkehle bedingt eine einschneidende Lebensraumänderung, zum Vorteil für die meisten Bewohner, durch Abnahme der Besonnung und längere Wasser-Rückhaltung im Intertidal. Diese Bedingungen ändern sich abrupt an der Oberkante bzw. Lippe durch intensive Sonneneinstrahlung und Austrocknung während Niedrigwasser. Zweierlei Mikroumgebungen sind hier feststellbar. Steile Karren, wo das Wasser rasch abläuft, und flache Gezeitentümpel. Beide Bereiche zeichnen sich durch rauhe und rasch wechselnde ökologische Bedingungen aus. Dementsprechend angepasst sind die dortigen Bioerodierer. Die Tümpel und tiefere, feuchte Stellen sind blaugrau. Die Ränder der Tümpel sind steil bis überhängend, ihre Böden von *Solentia*-Arten dominiert, tiefere von *S.achromatica* und höhere von *S.foveolarum*.

Die Bildung von Hohlkehlen in Karbonaten entlang der Gezeitenlinie ist vorhersagbar und stellt die Gesamtwirkung bio-geochemischer Vorgänge dar (Einfluss von Grazern i.e. *Patella*, Chitons und endolithische Algen – siehe s.14). Die Hohlkehle verläuft horizontal und ihre Höhe hängt vom Gezeitenhub ab. Mehrere Zonen lassen sich durch unterschiedliche Färbung erkennen. Vom Subtidal aufwärts: dunkelrot, hell rosa, olivgelb, grau und dunkelbraun. Die Färbung an der Lippe ist olivgelb, wechselt nach oben zu braun und im Supratidal zu fast schwarz. Jede Zone wird von bestimmten epi- und endolithischen Mikroorganismen dominiert, die weitgehend für die Färbung verantwortlich sind - der nackte Fels wäre weiss. Ob sich allerdings eine Hohlkehle bildet oder nicht, hängt wesentlich von der Substrat-Schichtneigung ab.

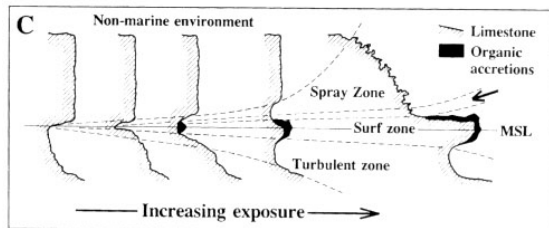
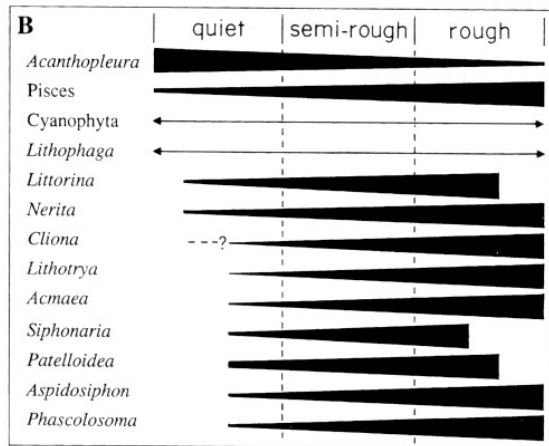
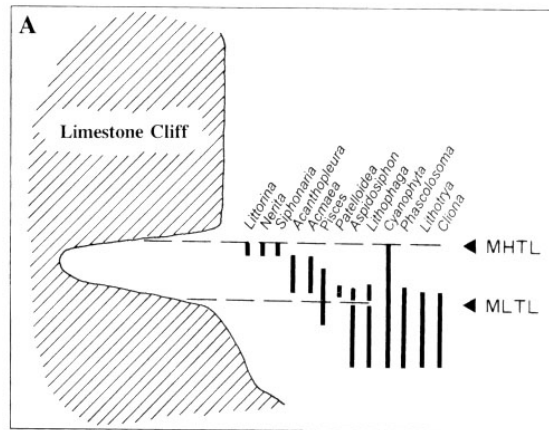
Organismen über der Gezeitenzone:

Die Hohlkehlen-Bildung (notch) gibt auch Aufschluss darüber wo früherere MWL dominierend waren bzw. tektonische Verschiebungen die Landmassen hoben bzw. senkten. Die dabei wirkenden Erosionseffekte (überwiegend durch *Patella sp.* herbeigeführt) tragen rund 0.6-1mm/a ab.

Die Erosionsrate nimmt mit zunehmenden Abstand oberhalb der MWL ab. Grazers wie die *Patella sp.* (Limpets der Gattung *P.nerotoides*, *P.monodonta*, *P.turbinata*) schaffen es rund 1mm/a an Substrat abzutragen (rein bioerosiv - nicht von chemofysikalischen Einflüssen). *Patella sp.* weiden ein bestimmtes Areal ab und kehren danach chemotaktisch zu ihrer "Resting-Site" zurück; folglich muss der *Patella*-Besatz limitiert sein um den Organismen ausreichend Nahrung zu bieten.

Anhand von "beachrock" (Korallenfragmente und Strandgestein) konnten folgende, durch Schnecken verursachte erodive Effekte beobachtet werden:

	Schalenhöhe	Erosion
<i>Littorina ziczac</i>	1.1cm	0.6g/a
<i>L.maleagris</i>	0.5cm	0.2g/a
<i>Nodolithorina tuberculata</i>	0.9cm	1.2g/a
<i>Nerita tessellata</i>	1.2cm	0.7g/a
<i>N.versicolor</i>	1.7cm	1.4g/a
<i>Cittarium pica</i>	1.4cm	2.4g/a



↑ Vertical (A) and horizontal (B) distributions of bioeroding and other bioeroder taxa on a limestone shore at Palau, Caroline Islands. Theoretical relationship (C) of coastal profile morphology to water turbulence at Curacao, Netherlands Antilles. An arrow locates a "transition zone" between the "spray" and "surf" zones" (A and B after Lowenstam, 1974; C after Focke, 1978).

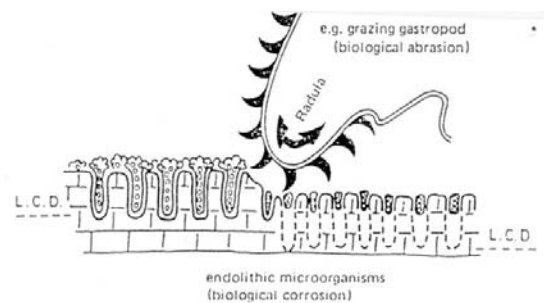
Mollusca (Mollusks): Most bioeroding molluscs are external grazers that abrade rock while feeding on algae and associated organisms residing on and within limestone substrata. The eroding capacity of grazing molluscs, also weakens the substratum and thus facilitates erosion during feeding. Molluscan bioeroders are generally most abundant in the intertidal zone, with some species extending their ranges into supratidal and subtidal habitats. Species abundance also change horizontally with chitons, which are often most plentiful in areas protected from strong wave assault, and with limpets, certain snails, and echinoids, which are more common in wave swept habitats. Under quiet to rough water conditions, grazing molluscs are largely responsible for producing the notches and nips on tropical limestone shores. Under extremely rough conditions, however, many bioeroders either disappear or their activities are greatly reduced. Calcifying taxa, such as coralline algae and vermitid molluscs, increase in abundance with increasing exposure, probably because of ecologic requirements for high-energy habitats and a lower abundance of fish consumers in rough water areas.

Vermitid / coralline algal buildups help protect the underlying limestone, thus limiting bioerosion and the development of intertidal notches and nips in such areas.

Several species of chitons (class Amphineura), for example, members of *Acanthopleura* and *Chiton*, erode chiefly intertidal limestone substrata while grazing on algae. The grazing is achieved with a magnetite (Fe_3O_4) or other mineral-enriched radula, a tooth-bearing strap of chitinous material that effectively abrades the substratum.

Chitonen, häufig an tropischen Kalkküsten, benützt ihre mit Magnetite (Fe_3O_4) überzogenen Radulazähne um Algen auf und im Substrat abzuschaben. Die Käferschnecke *Acanthopleura brevispinosa* (die grösste Art unter den *Chitonidae*) die ab 0.5-2m über MWL leben, schafft bei einer durchschnittlichen Individuendichte von durchschnittlich 5 Individuen/ m^2 einen Erosionsbeitrag von $40\text{-g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ (Kalkgestein hat eine durchschnittliche Dichte von $\rho_{\text{CaCO}_3} = 2.4\text{g}/\text{cm}^3$). Die *Chitonidae* sind nachtaktive Tiere die sich von Bakterien und Grünalgen ernähren (Verweilzeit des Abriebes im Darm: 3-4 Tage).

Die Carbonatküsten-Erosion ist ein Zusammenwirken von abiotischen und biotischen Prozessen. Spritzwasser-Tümpel weisen in der Regel geringere Erosionserscheinungen auf als die durch Spritzwasser benetzte Flächen. Obwohl Chitonen wirkungsvolle Erodierer darstellen sind sie nicht häufig genug, um einen wesentlichen Beitrag der intertidalen Erosion zu bewirken.



↑ Bioerosion-process: Organisms grazing on epi- and endolithic microflora rasp away substrate surfaces. Endoliths therefore receive new stimuli to bore to the phototactically controlled light compensation depth (LCD) - Torunski, 1970.

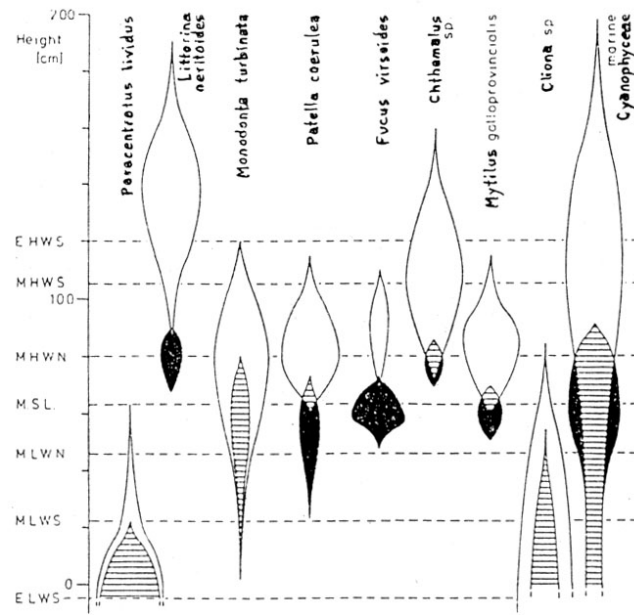
Bivalvia: in der Überfamilie Pholadacea kommen überwiegend mechanische, endolithische Bohrer vor:

Familie: Pholadidae	Unterfamilie: Pholadinae	Familie: Mytilidae
	<i>Pholas</i> sp.	<i>Lithophaga</i> sp. (steinbohrend)
	<i>Barnea</i> sp.	<i>Botula</i> sp.
	<i>Cytopleura</i> sp.	<i>Adula</i> sp. (z.T. mechanisch)
	<i>Zirfea</i> sp.	<i>Fungicava</i> sp.
	Unterfamilie: Martesinae	<i>Gregariella</i> sp.
	<i>Lignophales</i> sp.	Familie: Myacea
	<i>Martesia</i> sp. (holzbohrend)	<i>Platyodon</i> sp.
	<i>Aspidophola</i> sp. (korallenbo.)	Familie: Veneridae / Veneracea
	<i>Chaecia</i> sp. (gesteinsbohrend)	<i>Venerupis macrophylla</i>
	<i>Diplothyra</i> sp. (gestein-, und muschel-bohrend)	Familie: Petricolidae
	<i>Parapholas</i> sp.	<i>Petricola lithophaga</i> , <i>P. divergens</i>
	<i>Penitella</i> sp.	Familie: Cardiidae / Cardiacea
	<i>Pholadidea</i> sp.	<i>Tridacna crocea</i> (chemisch)
	<i>Teredina</i> sp.	Familie: Saccinacea
	Unterfamilie: Jouannetiinae	<i>Hiatella</i> sp.
	<i>Jouannetia</i> sp.	Familie: Gastrocheneacea
	<i>Nettastomella</i> sp.	<i>Gastrochena</i> sp.
	Unterfamilie: Xylophaginae	<i>Spengleria</i> sp.
	<i>Xylophaga</i> sp. (holzbohrend)	<i>Fistularia</i> sp. (chemisch)
	Unterfamilie: Teredinidae (incl. Holzbohrer)	<i>Kummelia</i> sp.
	<i>Teredo</i> sp.	Familie: Clavagellaceae
	<i>Bankia</i> sp.	<i>Clavagella clava</i> (Bryopa)
	<i>Nansitoria</i> sp.	
	Unterfamilie: Kuphinae	
	<i>Kuphus</i> sp.	

Der Substratbruch wird in den meisten Fällen durch endolithisch generierte "Bore Holes" verursacht.

Sediment-size distribution in faecal pellets of grazing organisms: Die Hauptfraktion beläuft sich auf ca. 20µm, streut aber von ca. 3µm bis 2mm.

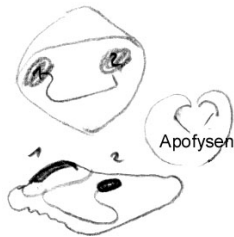
Limpets and snails (class Gastropoda) often occur with chitons on intertidal carbonate substrata. *Acmaea*, *Cellana*, and *Patelloida* are common limpet genera, and *Cittarium*, *Littorina*, *Nerita*, and *Nodilittorina* are some common snail genera. Like chitons, limpets, and snails utilize a radula to scrape rock surfaces. The radula of patellacean limpets is an especially effective excavating organ with opal (SiO₂·nH₂O) or goethite (FeO·OH)-sheathed radular teeth. The radula of snails contain proteinaceous teeth, yet still these grazers are still capable of erosion because of the often weakened condition of the rock substratum upon which they feed.



↑ Biological zonation within the upper littoral system of the Northern Adriatic limestone coasts. Distribution of most common organisms living in the inter- and supralittoral zones. Observed extremes of species distribution on sheltered (black) and exposed (white) shore sections; dashed areas indicate overlapping occurrence.

Endolithic representatives among bivalvia: Species of *Lithophaga* and *Gastrochaena* (class Pelecypoda = Bivalvia) bore into dead and live corals, and are most abundant subtidally, with some of these bivalves attacking reef corals to their lower-depth limits. *Fungiacava* spp. penetrate live mushroom corals, but their activities are relatively minor. The siphonal openings of *Lithophaga* typically have a keyhole-like appearance on coral surfaces and the circular hole penetrate vertically into the skeleton, from 1 to 10cm deep depending on the species. The mantle glands of *Lithophaga* secrete acid that dissolves and weakens the limestone substratum. The vertical and rotational movements of the shell also assists in boring, resulting in the production of silt/sand-sized sediments.

Vertreter von sechs Familien sind als Korallenbohrer bekannt, wobei jene Vertreter der Lithophaginae und Gastrochaenidae besonders wichtige Gruppen in der Ökologie und Bioerosion von Korallenriffen dar. Endolithisch aktiv - wenn auch weit geringer - sind Petricolidae, Clavagellidae und Tridacnidae



Viele mechanisch bohrende Bivalvia (Familie Pholadidae) weisen eine ausgeprägte Schalenstruktur (Raspel) auf, nur wenige mechanisch aktive Bivalvia besitzen ein einfaches Ligament (Schloss); vielmehr sind die meisten so gebaut das die Schalen sich wie eine Beisszange an zwei Aufhängepunkten stützt (ein Doppelgelenk, i.e. ein Gelenk dorsal, das andere ventral). Die Raspelbewegung wird dabei in Längsrichtung durch den anterioren und posterioren Adduktormuskel bewegt werden. Diese Klappenbewegung kann sogar 3-dimensional durchgeführt werden um eine drehrunde Bohrung zu erzielen. Die Arten die dazu in der Lage sind besitzen eine Apofyse (Hebelfortsatz) an dem zusätzlich

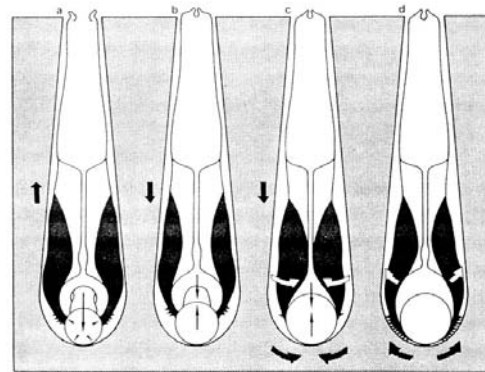
Muskel ansetzen um eine effizientere Raspelbewegung ausführen zu können - insgesamt können bis zu 5 verschiedene Muskeln dabei beteiligt sein. Durch Kugelgelenke und unter Mitarbeit des hydrostatischen Drucks in den Sifonen (Wasser einlassen sifonalen Muskel schliessen, Adduktor zusammenziehen) wird ein Druck aufgebaut der die mechanische Raspeltätigkeit zusätzlich unterstützt.

Unter den Substratbohrern unterscheidet man je nach Substrattyp zwischen:

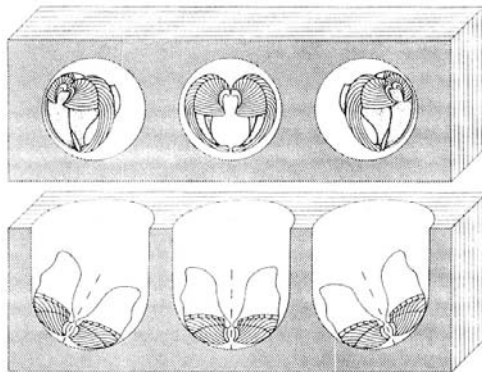
- Schlickbohrer: z.B. *Barnea candida* weist keine Fusslücke in den zwei Schalenhälften auf, jedoch ist eine kleine Arbeitskante an den Schalenhälften sehr auffällig. Diese Arbeitskante ist geradlinig, zuweilen flächig ausgeprägt und unterstützt die Eingrabung durch einfaches anspannen und relaxieren der Adduktormuskeln.
- Steinbohrer: z.B. *Pholas dactylus* benutzt eine ausgefeilte Meisseltechnik die punktförmig (evtl. sogar Zahn für Zahn) an das Substrat ansetzt um die Erosionseffizienz zu maximieren. Diese Arten besitzen eine apikale Fusslücke in den 2 Schalenhälften um der Saugscheibe einen Angelpunkt im Hartsubstrat zu ermöglichen.

Ein Saugkopf-ähnliche "ventrale" Fussteil erlaubt den Tieren rotierende Bewegungen auszuführen um eine drehende Bohrung zustande zu bringen. Die Ausrichtung der Raspelzähne am Gehäuse ist je nach Position so gewinkelt dass die Anordnung den bestmöglichen Abrieb gewährleistet. Die dabei eingesetzte Hebelwirkung gestattet durch die punktuell angesetzten Zahnreihen am Substrat das rapide Entspannen des posterioren Adduktors und dadurch eine meisselähnliche Wirkung.

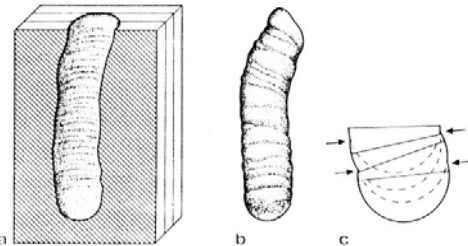
Bohrzyklus von *Zirfaea crispata*: (a) der fuss wird ausgestreckt, erweitert und an der bohrwand befestigt; (b) der fussmuskel kontrahiert sich und zieht das gehäuse in das bohrloch hinein; die sifone schliessen sich; (c) das gehäuse schliesst sich ventral; (d) mit einer 3-dimensionalen bewegung öffnet sich das gehäuse ventral und vorn; die gleichzeitig vom fuss an die bohrloch-wand gezogenen zähne reiben über das gestein; gegen ende dieser bewegung öffnen sich die sifone wieder. →



Die Holzbohrenden Bivalvia haben eine ähnliche Bohrtechnik entwickelt; bei den Teredinidae sind sogar die Schalenhälften auf ein Minimum reduziert um dadurch neben der Rotationsbewegung auch eine Pendelbewegung ausführen zu können.



↑ Zwischen den Bohrzyklen drehen sich Holzbohrer nicht nur wie Schlack- und Steinbohrer um die Längsachsen, sondern biegen das Gehäuse seitlich oder längs gegen den Weichkörper ab (Pendelbewegungen).



↑ Bohrgänge der Holzbohrer - positives Original (a) und Ausguss (b) - mit typischen Wülsten und Kerben, die aufgrund der "Pendelbewegung" durch die Überlagerung ehemaliger Endhalbkugeln des Ganges entstehen (c).

- *Tridacna crocea* (Cardiacea) als die einzige endolithische Art, arbeitet überwiegend chemisch; sie schafft es 140g/a an Substrat aufzulösen und legt im Zuge des Wachstums ca. $60\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ an Schalengewicht zu (nimmt mit zunehmendem Alter ab). Bei einer durchschnittlichen Muscheldichte von rund 4.4 Individuen/ m^2 , kann man von einer Erosionsleistung von $350\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ausgehen.
- *Penitella conradi* (Pholadidae) eine Kleinst-Bivalvia arbeitet chemisch in Zyklen von 6-8h auf Abalone-Schalen; so wurden auf 9 Abalone's knapp 500 *Penitella*'s gezählt. Ihre Kleinheit ist Teil des Konzeptes der Stenomorphie; dieser Begriff charakterisiert die Geschlechtsreife auch wenn das Substrat aufgrund seiner Fragilität eine Weiterentwicklung zum Adulttier nicht erlaubt.
- *Gastrochena* sp. (Gastrochenacea) ist hingegen eine chemisch-mechanische Bohrmuschel und bevorzugt sowohl lebende als auch tote Substrate (i.e. Korallen); es hat extrem lange doppelröhrige Sifone und ist in der Lage Substratänderungen, bzw. Änderungen in dessen Festigkeit zu registrieren um eine Änderung der Bohrrichtung zu veranlassen. Das Tier kann sogar in flächigen, dünnwandigen Korallen bohren. Um den Polypen der Korallen, bzw. dem Korallenwachstum immer einen Schritt voraus zu sein, baut es einen kaminähnlichen Steg auf. Bei Befall von Muschelschalen nutzt das Tier das darunterliegende sandige Substrat um ein iglu-ähnliches Gehäuse anzusetzen.
- *Litharca lithodomus* (Arcidae) heimisch an der W-Küste Südamerika's sind ebenso chemische Bohrer.
- *Spengleria* sp. (Gastrochenacea) arbeitet überwiegend chemisch. Schon alleine die V-förmig separierten Sifone indizieren eine chemische Erosion als im Laufe dessen Entwicklung der Abstand zwischen den Einzelsifonen immer grösser wird.

- *Lithophaga* sp. (Mytilidae) ist wiederum ein rein chemisch aktiver Bohrer. Die Bohrrichtung von *Lithophaga* ist überwiegend horizontal und unterhalb der Niedrigwasser-Grenze (optimal zwischen 2-4m Tiefe); Sandeinfall in das Bohrloch der Muschel kann deren Tod bedeuten da die Sandkörner die Schalen-hälften an das Substrat festreiben. Der mechanische Anteil der bohrenden Aktivität beschränkt sich auf das losrütteln des bereits angeätzten Materials vom Kalksubstrat. Das Flimmerepithel der Muschel spült das losgebrochene Material aus der Bohrung. *Lithophaga* kleidet dessen Wohnröhre mit einer aushärtenden Kalktapete aus um sich so vor einer evtl. Perforation durch eine benachbarte Bohrung zu schützen. (durch die gezieltes ätzen wird vermieden dass die selbstangelegte Kalktapete wegerodiert wird). Speziell in den Tropen schaffen die Veligerlarven von *Lithophaga* jede noch so kleinste Senke zu besetzen um sich in das Substrat einzubohren (gehäuft nach grösseren El-Nino Ereignissen). Die tropischen Vertreter der *Lithophaga* werden zuweilen auch selbst als Wirtsorganismus genutzt (Erbsenkrebse der Gattung *Pinnotheres* sp. leben im Weichteil der *Lithophaga* ohne dass das Tier Schaden nimmt). Bohrer lebender Korallen leben in verschiedenen ausgesuchten Korallengattungen.
 - i) *Lithophaga simplex* und die Bohrschnecke *Magilus striatus* bewohnen *Favia*.
 - i) *L. mucronata* wurde nur in *Montipora* entdeckt.
 - i) *L. lima* bohrt in einer Reihe von Korallen einschliesslich *Favia*, *Platygyra*, *Alveopora*, *Porites*, *Cyphastrea*, *Goniastrea*, *Montipora* und möglicherweise *Hydnophora*.
 - i) *L. hanleyana* (= *laevigata*) bewohnt *Alveopora*, *Porites*, *Cyphastrea* und gelegentlich *Favia*: Tropische *Lithophaga* halten mit dem Korallenwachstum schritt indem sie sich ständig knapp unter die Korallen-Oberfläche positionieren. Dadurch werden die Bohrgänge wesentlich länger als deren gesamte Muschellänge. Bei *Astreopora* und *Lobophyllia* (Steinkorallen) hat diese Endofauna kaum Fressfeinde bzw. Konkurrenz und zudem den Vorteil dass das Substrat in dem sie sich befinden ständig an Masse zulegt. Andere Steinkorallen-Arten wie *Symphyllia*, *Porites*, *Psammocora*, *Montipora*, *Favites*, etc. werden ebenfalls von *Lithophaga*-Arten besiedelt. Die Gattung *Lithophaga* ist überwiegend getrennt geschlechtlich, wird nach 2 Jahren geschlechtsreif und erreicht bei einem Alter von 80 Jahren eine Schalenlänge von maximal 90mm. Beide Geschlechter lassen ihre Gameten ab einer bestimmten Wassertemperatur (>27°C) und Salinität (>31‰) synchron ins Freiwasser ab. Die Fruchtbarkeit der Arten nimmt mit steigendem Alter zu. Die durchschnittliche Lebenserwartung einer mediterranen *Lithophaga* beträgt runf 54 Jahre. Aufgrund der massiven Predation von Gourmet-Jägern ist es seit geraumer Zeit schlecht um die mediterrane Art bestimmt (wird in der Roten Liste geführt). Bei einer anfänglichen Populationsdichte von 900 Individuen/m² ist bei einer intensiven Entnahme rasch die Untergrenze für eine erfolgreiche Fortpflanzung unterschritten (Gameten treffen sich nicht mehr).
 - *Gregariella* sp. (Mytilidae) ätzt sich eine mehr oder weniger triangular geformte Bohrung aus dem Substrat.
 - *Fungicava* sp. (Mytilidae) kommt in Fungiidae (Steinkorallen) vor; man sieht dabei der Koralle von aussen gar nicht an dass es von einer Bivalvia bebohrt wird, evtl. kann eine leichte Verdickung ein äusseres Indiz dafür sein. Da *Fungicava* eine sehr dünne Schale besitzt, kommt nur eine chemische Erosion in Frage; dabei wird das Mantelepithel nach aussen über die Schalenhälften gestülpt und mit dem Substrat in Kontakt gebracht. Eine Interessante Fähigkeit teilen sich all jene Veligerlarven die endolithisch in lebenden Korallen arbeiten. Diese schaffen es unbehelligt das Coenosteum der Korallen zu durchdringen und sich im CaCO₃-Skelett festzusetzen.
 - *Pedum spondyliidum* (Pectinidae) ätzt nur an der Byssus-Basis und an den Muschelrändern in das Substrat ein und lässt sich eigentlich vom umgebenden Substrat bzw. Koralle (*Porites*, *Favites* oder *Diploastrea*) einwachsen. Da allerdings nur eine Schalenhälfte dieser Muschel beweglich ist, kann es vorkommen dass die Aussenseite der beweglichen Schale wiederum von Korallen besiedelt wird und deren Beweglichkeit (je nach Wachstumsrate) bis zur völligen Immobilität einschränken und diese zum Absterben bringen.

Hauptabweider SEEIGEL und FISCHE:

Echinoidea: Sea urchins are the only echinoderms capable of significant bioerosion. Several species in the following genera abrade large amounts of reef rock while feeding and excavating burrows: *Diadema*, *Echinometra*, *Echinostrephus*, and *Eucidaris*. Sea urchins possess a highly evolved jaw apparatus (Aristotle's lantern), a flexible and protrusible masticatory organ consisting of five radially arranged, calcified teeth. The teeth are mineralized, and must be harder than the corroded surfaces they scrape. Sea urchin spines also assist in bioerosion when they are employed in the enlargement of burrows. Sea urchins graze on algae growing on dead coral substrata, but in some areas they also attack live coral.

The influence of grazing echinoderms do fluctuate markedly between times of plagues and normal population; present day erosion by parrotfish do alter according to the enterprise of local fisherman. The growth potential of a reef can't be expressed in terms of carbonate fixation (Smith'76) but is determined by the balance between producers and eroders (Scoffin et al.'80). Die Seeigel sind sowohl bohrend als auch weidend auf Hartsubstrat tätig (von Kalk CaCO_3 - bis Basaltssubstrat). Der Beissapparat kann 10-20cm in der Diagonale messende Bohrungen schaffen (Erosionsraten von 1mm/Monat wurden beobachtet). Sowohl *Diadema mexicana* als auch *Paracentrotus sp.* (wenn auch kleiner, bei einer Bohrleistung von 1cm/Jahr) sind dazu in der Lage. *Echinometra lacunata*, ein karibischer Vertreter ist sogar fähig mit den Stacheln erosiv zu arbeiten.

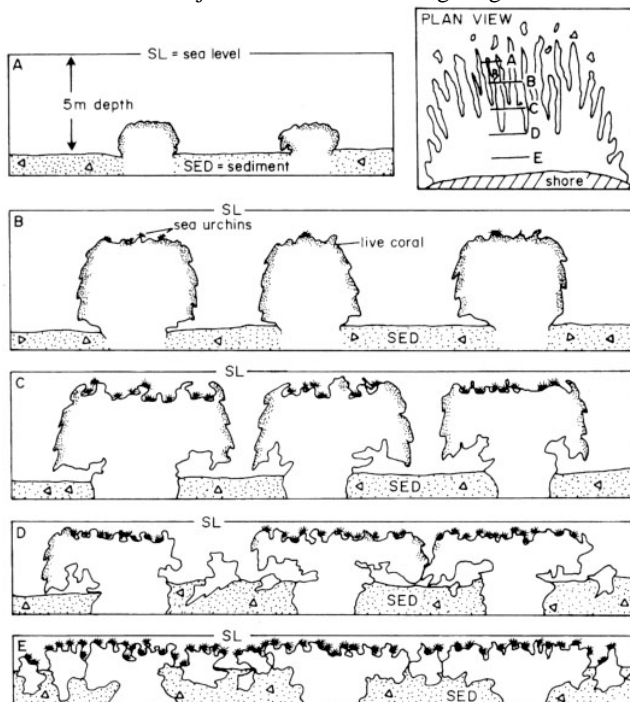
Der Zweck des "sich vergrabens" ist eine reine Schutzfunktion und hat nur zum geringsten Anteil mit der Nahrungssuche und Aufnahme zu tun (ernähren sich überwiegend von driftenden Algen, die an deren gewebsüberzogene Stacheln anheften).

Ein rund 3cm im Durchmesser starker Seeigel produziert rund 0.075g Feces-TM; der darin enthaltene CaCO_3 -Anteil beträgt 68%; demnach ist der jährliche Erosionsbeitrag mit mindestens $24\text{g} = 14\text{cm}^3/\text{a}$ hoch zu rechnen.

Auf Riffflächen bei geringer Korallenbedeckung und gleichzeitig hohem *Diadema*-Besatz haben Scleractinia schlechteste Überlebensbedingungen.

Diadema und Sterblichkeit von Jungkorallen: Die Struktur der Korallengesellschaft im Seichtwasser wird von *Diadema* bestimmt; die im Laufe der Sukzession (nach der Beweidung) aufkommende Epibiota-Besatz findet kurzfristig ideale Bedingungen, jedoch nur solange bis die Algenpopulation die langsamer wachsende Epifauna überwuchert. *Diadema* ist zwar primär herbivor, kann aber fallweise auch omnivor sein. Generell gilt: je mehr *Diadema* desto geringer der Algenaufwuchs;

je mehr *Diadema* desto geringer aber auch der Korallenlarven-Besatz;



Bei Abwesenheit jeglicher *Diadema* Seeigel kommt es anfänglich zu einem guten Korallenansatz durch die Larven, allerdings führt die aufkommende Algenpopulation zu einem Massensterben der Jungkorallen. Hinzu kommt das eventuell vorhandene Sedimentation die Korallen ebenso belasten.

Optimale Verhältnisse liegen daher dann vor wenn eine mittlere *Diadema*-Population von typisch 0-64 Individuen/m² vorhanden sind.

CaCO_3 -Budget anhand eines Saumriffes (Barbados): 90% des Kalksubstrates liegt in Form kleiner Sedimentkörner vor, die durchschnittliche Seeigel-Population liegt bei 23 Individuen/m².

← Cross-section views of a fringing reef off the west coast of Barbados showing coral framework growth, and infilling by bioeroded sediments. Panels A to E illustrate seaward (deep) to shoreward (shallow) reef sections. The inset plan view shows the location of the panels.

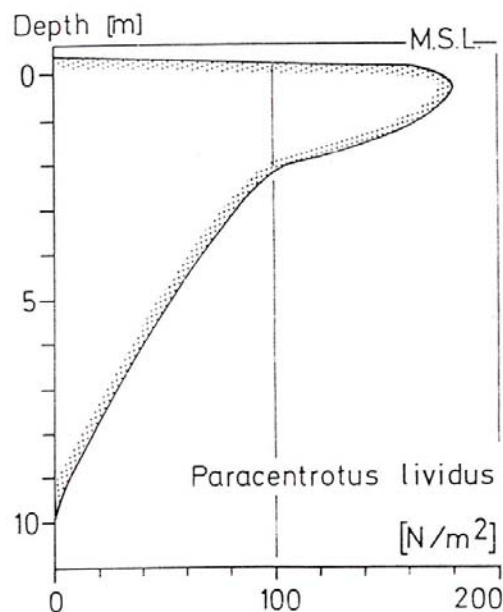
Die rund halbe Million Seeigel des Saumriffes auf Barbados setzen daher ca. 270kg CaCO₃/Tag um. Je nach Riffstruktur ist *Diadema* in frühen Stadien eines "spur & groove" Systems weniger stark vorhanden als in älteren Abschnitten. Erst ein älterer Abschnitt mit gutem Seeigel-Besatz weist die höchste Korallendiversität auf.

Diadema anthillarum erodiert bis zu 100kg/Jahr und Individuum; abzüglich der Menge an "reworked sediment" verbleiben immerhin noch 5.3kg/Jahr und Individuum reines CaCO₃-Substrat.

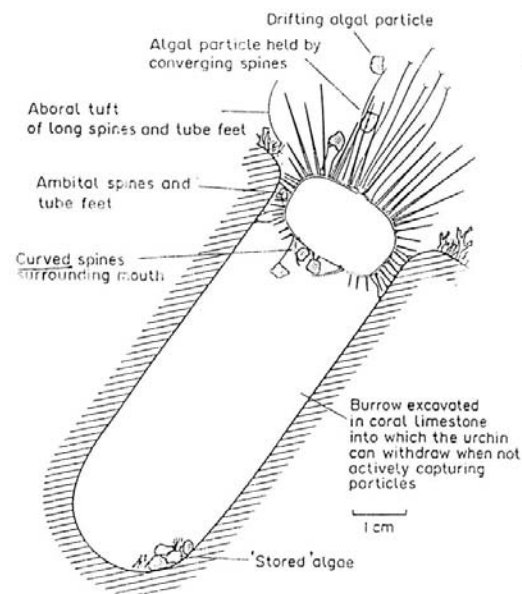
	Anzahl	Abbau-Leistung / Tier	
<i>Echinometa mattei</i>	7.4 Individuen/m ²		
<i>Diadema savigi</i>	4.8 Individuen/m ²	9.2g·m ⁻² ·a ⁻¹	...grosser Seeigel
<i>Echinotrix diadema</i>	0.6 Individuen/m ²	2.2g·m ⁻² ·a ⁻¹	...grosser Seeigel
<i>Echinostrephus molaris</i>	0.2 Individuen/m ²		
<i>Diadema anthillarum</i>	9 Individuen/m ²	4.6kg·m ⁻² ·a ⁻¹	vagil
<i>Echinomelia lacnata</i>	100 Individuen/m ²	3.9kg·m ⁻² ·a ⁻¹	sessil

Letzterer schafft demnach bei 100 Individuen pro m² beachtliche 0.4t m⁻²·a⁻¹!

Die Tiefenverteilung der Seeigel-Population ist anhand von *Paracentrotus* leicht erklärt; im oberen Infralittoral tummeln sich die meisten mit zunehmender Tiefe nimmt die Population exponentiell ab um bei ca.10m Tiefe gegen 0 zu gehen.



↑ Population density of the Mediterranean *Paracentrotus lividus* in the inner- and subtidal zone of the northern coast of Savudrija Peninsula (Gulf of Piran - Mastaller 1974).



↑ *Echinostrephus molaris* "at home" in its burrow in reef rock. Note the differentiation of spines and tube feet, long aboral spines catch particles by convergence, these are passed around the test by short ambital (equatorial) tube feet and held over the mouth by curved oral spines (Campbell 1973).

Seeigel der Art *Paracentrotus lividus* weiden das Harts substrat derart ab das die gelösten Carbonate zwischen 10-30% bzw. partikuläres zw. 70-90% schwankt. Die Aktivität der Seeigel bestimmt daher Sediment-Zusammensetzung der küstennahen Zonen.

Die von Seeigel beweideten Flächen sind nicht so einheitlich abgeschabt wie jene der *Patella's* (Mollusca). *Paracentrotus* hinterlässt eine typische 5-strahlige Beweidungsspur (deren Weideapparat wächst mit rund 8cm/a nach!). Seltener wurde *Paracentrotus* als Bohrer beobachtet, meist begnügt er sich mit Beweidung.

Pisces: Numerous fish species erode substrata while grazing on algae, and also fragment coral colonies while feeding on live coral tissues or then extracting invertebrates from coral colonies. Surgeonfishes (Acanthuridae) and parrotfishes (Scaridae) are the principal grazing groups with many fishes in the latter family capable of scraping and extensive excavation. Triggerfishes (Balistidae), filefishes (Monacanthidae), and puffers (Tetraodontidae, Canthigasteridae) are largely carnivorous in feeding habits and are responsible for fragmenting live coral colonies. Fische beschädigen oder töten junge Korallen. Schmetterlingsfische, Filefishes, und Pufferfische zupfen regelrecht an Korallenpolypen (meist *Acropora* und *Pocillopora*). *Arothron meleagris* frisst hauptsächlich *Pocillopora*.

Several other bioeroders known to produce traces or otherwise damage rock, for example, foraminifers, zoanths, bryozoans, and brachiopods, may contribute to reef degradation under special conditions. To assess the relative importance of the various bioeroders considered, their rates of destruction may be compared with known carbonate production rates.

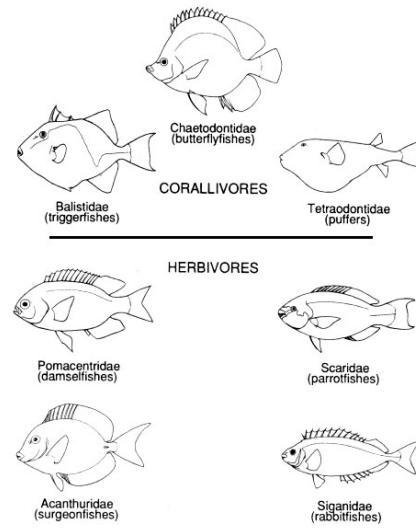
Nach dem Abweideverhalten lassen sich die Fish-Grazers folgendermassen einteilen:

- i) scrapers - Scaridae (Parrotfish like *S. viride*)
- i) browsers - restl. Scaridae (Parrotfish)
- i) croppers - Tetradontidae (Puffers), Balistidae (Trigger)
- i) suckers - Chaetodontidae (Butterfly)

Die Fischdichte von 0.6-1.5 Individuen/m² übt eine optimale Wirkung auf das Riffsystem aus indem die Mitglieder der Fischfamilie Scaridae den Algenbesatz limitieren und dadurch die Korallenvielfalt erhöhen. Der Weidedruck durch diese Fischgruppe beeinflusst massgeblich die Artenzusammensetzung des Ökosystems "Riff".

Riffische wirken durch deren carnivores Verhalten prägend - sie ernähren sich von Invertebraten und scheiden das zermahlene Schalenmaterial aus. Herbivore Riffische sind weniger dominant, haben allerdings hinsichtlich der Algenüberwuchung einen indirekten Einfluss (Doktorfische und Damsselfische).

Nur wenige Fische ernähren sich von Korallen. Mit Ausnahme der Labridae (Lippfische) und Scaridae, sind die folgenden Fishfamilien wie Blennidae, Acantheridae, Chaetodontidae, etc. reine Kohabitatoren des Riffsystem und wirken sich durch ihr Fressverhalten eher positiv auf das Korallenwachstum aus.



↑ Families of larger-bodied reef fishes that include the most coralivorous and herbivorous species. Note that members of all listed coralivore families include species that do not consume corals, and about half the species of pomacentrids are not herbivorous. Similarly, certain species in numerous other families consume corals and/or algae (Nelson, 1984)

Parrotfish (Scaridae): The jaw muscle and tooth armature are well developed in all of these families. Parrotfishes also have a pharyngeal mill, a gizzardlike organ that further reduces the size of the ingested sediment. Fish teeth are composed of dahlite [$\text{Ca}_5(\text{PO}_4\text{CO}_3)_3(\text{OH})$] or francolite (the fluorinated form, $\text{Ca}_5(\text{PO}_4\text{CO}_3)_3\text{F}$), which are apatite minerals that are harder than CaCO_3 . Parrotfish grazers can produce large amounts of sediment on reefs, especially when their population densities are high. Scarids modify reef carbonate in three ways:

- i) by direct erosion
- i) through decrease of particle size due to both erosion or sediment reworking, and
- i) by net transport of sediment away from its site of removal.

Such bioerosion may therefore be an important agent of structural change on reefs. The removal of material directly from shallow feeding areas, such as the reef crest where it might otherwise accumulate rapidly, to specific defaction sites often in deeper parts of the reef might significantly control the rate of prograding reef growth. This combined with the decrease in sediment size, increases the likelihood of hydrological transport so resulting in an active net movement of carbonate away from the reef.

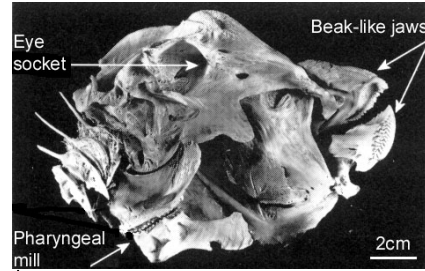
Sparisoma viride is the only species that causes significant bioerosion and new sediment production. Papageienfische sind nur tagaktiv und schlafen nachts in Verstecken. Scaridae sind in der Lage Riffabschnitte die am erträglichen Stresslimit leben bei einer zusätzlich aufkommenden Störung zum Kippen zu bringen. Die anderen Papageien-Fischarten weiden bereits erodiertes Substrat ab. *S. viride* bedient sich des Hartsubstrats und des Sediments; sie haben nicht nur ein starkes Gebiss sondern auch ein für die Weiterverarbeitung des Sediments starke Schlundmühle (Pharyngeal mill) im Rachenraum um die Bissstücke entsprechend zu zerkleinern. Ein Magen fehlt. Der Darm ist dünnwandig, leicht sauer und zeichnet sich durch einen hohen Carboanhydrase-Spiegel aus.

Durch die Sedimentproduktion von markierten Papageienfischen auf den Bahamas (*Scarus croicensis*) konnte gezeigt werden dass der Darminhalt sich aus $75 \pm 8\%$ Kalksand zusammengesetzt ist.

Bei einer Nahrungsaufnahme von 8h/Tag und einer Defekationsrate von 20 Defekationen/h und einem Trockengewicht von 50mg pro Fecesportion, ergibt sich eine Gesamtmenge von 8g Feces/Fisch und Tag.

Da der Darm in den Morgenstunden nahezu leer ist und die erste Defekation nach über eine Stunde passiert konnte man eine intestinale Laufzeit von 75min errechnen. Der Darminhalt besteht zu 37% aus einer Schlammfraktion und ist das Ergebnis einer effizienten Zerkleinerung.

Anmerkung: Das Defekationsverhalten der Scaridae ist so ausgelegt dass an einem Ort gefressen und an einem anderen Ort abgeladen wird (i.e. bevorzugtes Abweideareal ist das Shallow Reef, Defecation an abgelegener Stelle bzw. am Outer Reef).



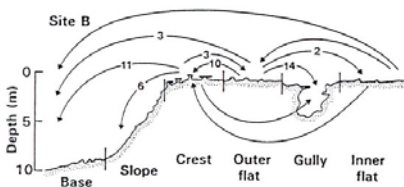
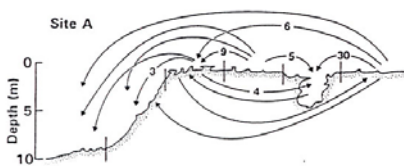
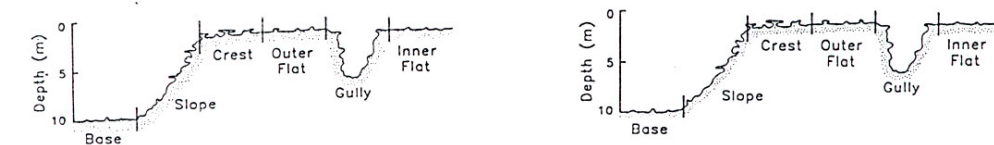
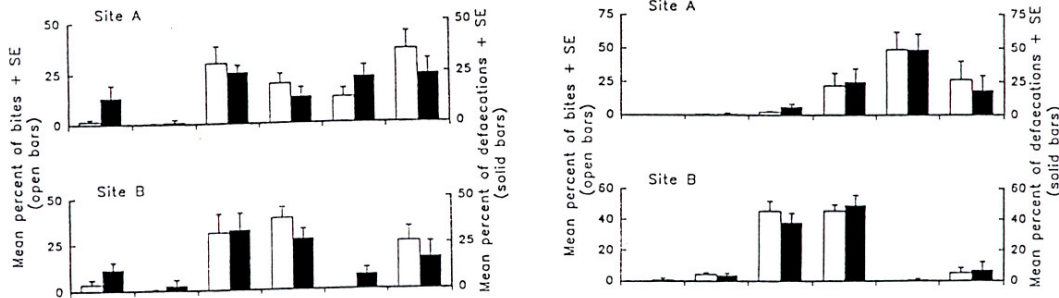
↑ Parrotfish - one of the major excavators on coral reefs remove large chunks of reef material using modified beak-like jaws, which is processed to fine sediment by a second set of highly modified jaws known as the pharyngeal mill. Powerful muscles pull the lower jaw upwards, crushing or shredding material between opposing teeth.

Chlorus gibbus und *C.sordidus*, Vertreter der Scaridae am GBR wurden ebenso auf ihr Fressverhalten untersucht. Anhand der Bisspuren, der Bissfrequenz und der Bissintensität konnte man eine 90% Fressaktivität beobachten.

Wie hoch ist daher der CaCO₃-Anteil im Abbiß?

	Primary eroded substrate	Reworked substrate	Fishsize	# of Bites	Bitesize
<i>Chlorus gibbus</i>	97.6%	2.4%	45cm	1615 ± 61/a	170 ± 18 mm ²
<i>Chlorus sordidus</i>	73%	27.2%	25cm	4396 ± 253/a	21 ± 1 mm ²

Es gibt auch andere Fischarten die die Funktion der Scaridae ausüben - speziell wenn die dominanten Arten wie *Chlorus gibbus* nicht vertreten sind; z.b. *Balbmethadon sp.* am Outer Reef des GBR.



↑ Top left: *Chlorurus gibbus*; top right: *Chlorurus sordidus*; spatial patterns of feeding and defecation. Rates are expressed as the mean percent of the total bites / defecation recorded per day from each location;

← Bottom left: *Chlorurus gibbus*; movement between reef zones prior to defecation. Arrows start at the reef zone where feeding ceased and terminate in the zone where defecation occurred. Numbers indicate the frequency of movements between zones.

Scaridae im Indopazifik sind die dominierenden Bioerodierer. Trotz des starken Einflusses der Topografie, kann es zuweilen vorkommen dass die Erosion von Scaridae gleich der bzw. stärker als die Kalzifikationsrate der Korallen ist (Smith'83).

Je nach Fischpopulation und Riffgrösse entspricht das einer durchschnittlichen Umsatzrate von 1.3kg·m⁻²·a⁻¹. Davon fallen rund 1kg·m⁻²·a⁻¹ auf die CaCO₃-Fraktion. Ein grosser Anteil ist dem bereits bearbeitet, so dass letztlich als echter Bioerosions-Beitrag eine Menge von 500g·m⁻²·a⁻¹ anfallen. Ein Grossteil des von Scaridae generierten Sediments wird als Feinstfraktion wieder ausgeschieden und durch die Wasser-strömung aus dem Riff verfrachtet. Das Feinstsediment besteht überwiegend aus der 20µm Fraktion.

Diese Fraktion bleibt länger im Wasserkörper und schadet daher den Korallen kaum; grössere, durch Taucher aufgewirbelte Fraktionen allerdings sehr wohl!

Setzungsrate der 63µm Fraktion: 2mm/sec (typisches "Taucher"-Sediment)

Setzungsrate der 23µm Fraktion: 0.25mm/sec (rund Faktor 10 geringer als Grobfraktion)

Es gibt Schätzungen die davon ausgehen dass durchschnittlich nur rund 10% des gebildeten CaCO₃'s am Riff verbleiben der Rest fällt der Bioerosion zum Opfer (Problematik der "catch-up" und "give-up" Riffe). Ähnliche Untersuchungen auf Barbados ergaben dass der Papageienfisch *Sparisoma viride* mit bis zu 80% auf Hartböden weidet und nur mit 19% auf weichen Sedimentböden und zu 1% auf lebenden Korallenstöcken; Papageienfische knabbern an Korallen um nicht nur ihre Bisswerkzeuge zu schärfen sondern die im Coenosarc enthaltenen Algen (Zooxanthellae) zu verzehren.

Die Biomassen-Produktion des Papageienfisches im untersuchten Areal war mit 2-5.8g/m² angegeben.

Neben dem schon vorhandenen Sediment nehmen die Scaridae rund 80% (abhängig von der Riffzone) frisches Harts substrat auf: Saumriff (61g·m⁻²·a⁻¹)

Bankriff (40g·m⁻²·a⁻¹)

Moorings (168g·m⁻²·a⁻¹)

Fressverhalten: Papageienfische sind nur tagsüber als Einzelindividuen oder als Fressgemeinschaft aktiv. Mit rund 10 Bissen/min wirken sie auf das Harts substrat ein (andere Arten haben eine Bissfrequenz von bis zu 30 Bissen/min). Die Bissspur kann dabei Abmasse von 20x15x5mm erreichen.

Damsel fish (Pomacentridae): Sind Fische die ein territoriales Verhalten zeigen; dabei legen sie Algengärten an die als Nahrungsquelle dienen. Durch den zusätzlich aufgebrauchten Algenbesatz an Korallen werden die Korallen zusätzlichen Stress ausgesetzt - je nach Fitness sind die Korallen in der Lage die "algal turfs" abzustossen bzw. zu umwachsen und einzusäumen. Bei geschwächten Korallen kann jedoch die Kolonie dadurch zugrunde gehen - speziell wenn endolithische Bioerodierer den Stock von innen unterwandern. Der von Damsel fish angelegte Algengarten ist signifikant höher im markierten als ausserhalb des Territoriums. Folglich erhöht das Territorialverhalten der Pomacentridae

i) den Beweidungsstress auf die Korallen, und führt zu einem

i) dichteren Algenrasen auf grösserer Fläche,

Einige Pomacentridae sind in der Lage Seeigel aus ihren Territorien zu vertreiben um so der Konkurrenz durch Seeigel zu entkommen; dieses Verhalten hat zur Folge dass sich die Artenzusammensetzung in diesem Riffabschnitt entsprechend verändert - dies wird um so deutlicher wenn sich mehrere Damsel fish zu einer Gruppe zusammen tun und dadurch die Algenzucht grossflächig ausdehnen, bei gleichzeitiger Verdrängung anderer Algenbeweider.

Durch die lebensnotwendige Algenzucht, die Vertreibung von anderen Herbivoren (auch Fische) kommt es in den abgeweideten Flächen kurzfristig zu einer 5 mal höheren Ansiedlungsdichte von Korallenlarven "coral spat" und was wesentlich wichtiger ist, die bioerosive Aktivität wird entscheidend herabgesetzt.

Coral Spat: Planulae (Larve der Korallen) durchgehen eine Metamorphose um das sessile Stadium zu erreichen.

Der schwarmbildende Doktrofisch *Acanthurus triostegus* frisst alle Algen, die von territorialen Pomacentriden angelegten Algenrasen angelegt werden.

Taxa	BR [gCaCO ₃ ·m ⁻² ·yr]	Borer abundance	Particle size [µm]	Habitat	Locality
Crustacea (hermits)				Pocilloporid patch reef	Pearl Isld, (Panama)
<i>Trizopagurus mag</i>	103	27.5	0.12-0.5		
<i>Aniculus elegans</i>	8.5	0.02	0.25-3.0		
Mollusca-Chitons					
<i>Acanthopl. gran.</i>	227	5.5	0.03-1.0	Intertidal limestone	San Salvador
<i>Chiton tuberculatus</i>	394	22	?	Lower -"	Puerto Rico
Gastropods					
<i>Acamea sp.</i>	19.2	8	0.03-1.0	Intertidal limestone	Bahamas
<i>Nerita tessellata</i>	154	220	0.03-1.0	-"	-"
Echinodermata (sea urchins)					
<i>Diadema ant.</i>	5300	23	0.05-0.5	Patch/ fringing reef	Barbados
<i>D. maxicanum</i>	139-227	50-150	-"	Lower sand slope	Panama
<i>D. savignyi</i>	3400	4.8	sand	Reef lagoon	Fr. Polynesia
<i>Echinometra lucunter</i>	3900	100	?	Limestone rock	-"
<i>E. mashei</i>	70-260	2-7	?	-"	-"
<i>E. diadema</i>	803	0.6	sand	Reef lagoon	-"
<i>Eucidaris thouarsii</i>	3320	4.6	0.05-3.0	Reef flat	Galapagos Islds
Pisces					
<i>Scarus iserti</i>	490	0.6	0.015-0.25	Patch reef	Barbados
<i>Sparisoma viride</i>	61	0.01	silt-sand	Fringing reef	Australia
Parotfish	<100-9000	?	?	Reef flat, slope	Mariana Islds
Grazing/browsing	400-600	0.04-0.06	fine sand-gravel	Coral reef	Bermuda
<i>Arothron meleagris</i>	30	0.004	2-8	Pocilloporid reef	Panama

Teil IV - Conditions Favoring Bioerosion:

Aside from a few species that invade coral rock directly through living tissues (e.g. some boring sponges, bivalves, and possibly barnacles), the great majority of endolithic borers attack dead skeletons. In general, any condition that causes coral tissue death will increase the probability of invasion by borers and grazers. Thus, any natural or anthropogenic disturbances that lead to the loss of live coral tissue will ultimately increase the chances of bioeroder invasion and higher rates of limestone loss.

Numerous incidences of coral bleaching (loss of zooxanthellae and/or pigmentation) and mortality were observed worldwide in the 1980s, and many of these events occurred during periods of elevated sea temperatures coincident with El Niño - Southern Oscillation activity (ENSO). Corals that were damaged or killed during these bleaching events have been subject to further damage by bioerosion.

Predator outbreaks leading to high coral mortality, such as by the corallivorous seastar (*Acanthaster*) and snail (*Coralliophila* and *Drupella*) can set the stage for rapid bioerosion. Damselfish that invade dead coral patches typically kill nearby corals while enlarging their territories. However the territorial defensive behavior of damselfish also limits the bioerosive activities of external grazers such as parrotfish and sea urchins.

Since the majority of endolithic bioeroders are suspension or filter feeders in contrast to calcifying species, which are dominantly autotrophic, generally increases in nutrient, organic matter, and plankton biomass tend to favor increases in bioeroders compared with calcifier populations. Because land runoff usually augments siltation and nutrient loading simultaneously (and sometimes pollutant levels), it is often difficult to distinguish between these effects.

Overfishing can also promote increased bioerosion on reefs. If natural fish predators of some bioeroder populations are eliminated, for example, triggerfishes that prey on sea urchins, then it is possible for grazing sea-urchin populations to increase in numbers with a devastating effect on reef limestones.

Zusätzliche Stressfaktoren zu den schon bisher besprochenen korallivoren Predatoren (*Drupella*'s auf verzweigte Korallen, Feuer-Nacktschnecke auf *Gorgonia*, *Acanthaster*- und Kissensterne, etc.) als auch abiotische Einflüsse (Rising Sea Levels, Pollution, etc.) sowie die sonnenhungrigen Touristen-Massen wirken bioerodierend.

Variety of Effects:

Constant excavatory grazing and other bioeroding activity on substrate around live corals can lead to their eventual dislodgment and mortality, and dead skeletal material will be reduced further to rubble and sand by endoliths. The sediments generated by bioeroders accumulate around reefs and eventually infill and bury frame-building species. This effect leads to the shoaling of reef waters and influences the development of reef zonation. Under moderate regimes of bioerosion, sediment accumulation does not overwhelm reef framework growth; however, excessive bioerosion can lead to premature burial and widespread coral death.

Coral reefs in the eastern Pacific (Galapagos Islands), are currently being bioeroded to rubble and sediment following high coral mortality and low recruitment, respectively, after the 1982-83 El Niño event. Erect branching frameworks are collapsing and massive corals are being detached from the substratum and crumbling. The loss of these erect corals (*Acropora*) eliminates important microhabitats for fishes. If present trends continue, coral recruitment could be suppressed altogether with the establishment of permanent but alternative community types.

Vierorts, und speziell in Lagunen der tropischen Riffe werden für die Touristen Landestege bzw. Fahrschneisen in das Substrat gelegt um es den Ankömmlingen so bequem wie möglich zu machen. Allerdings können derlei Absteigs- und Anfahrtsschneisen für die ganze Lagune sehr problematisch sein, denn eine einmal angelegte Schneise erlaubt das ungehinderte Abfließen des eingeschlossenen Lagunenwassers nach der Flut. Das dadurch bedingte längere Trockenfallen kann dazu führen dass all jene Korallen die schon bisher knapp an der Wasserlinie waren einer solchen Exposition nicht standhalten können und absterben (gilt für die gesamte Lagune!).

Teil V - Korallenkrankheiten: (<http://www.sbg.ac.at/ipk/avstudio/pierofun/funpage.htm>)

...ohne Pathogen: Krankheiten wo man sich sicher ist das kein Erreger mit involviert ist.

- i) Tissue Bleaching (TBL): grossflächiger Pigmentierungsverlust durch abiotische Stresseinwirkung (UV-Strahlung, erhöhte Wassertemperatur, Änderung der Salinität durch Frischwasser-Eintrag, etc.). TBL ist zwar nicht letal kann aber bei 100%igem Verlust der Zooxanthellae zum Tod der Koralle führen.
- i) Shut Down Reaction (SDR): Ist eine spontane, akut auftretende Gewebsabstossung bei gestressten Individuen, wobei schon ein leichter Kratzer dazu führen kann. Dabei wird das Gewebe in grösseren Fetzen regelrecht vom Skelett getrennt.
- i) White Band Disease (WBD) - früher auch als White Plague (WP) und White Pox Disease bezeichnet: dabei überzieht ein sich zur Spitze arbeitendes weisses Band die Koralle quer zur Wuchsrichtung; obwohl Mikroben, Algenfilze und auch endolithische Fauna ein Auslösemoment darstellen könnten, so sind es doch meist abiotische Faktoren welche die Krankheit zum Ausbruch bringen (Temperatur Stress, UV-Belastung, etc.)

...mit Pathogen: Krankheiten wo man sich sicher ist das Erreger mit involviert sind.

- i) Black Band Disease (BBD): als eindeutig nachgewiesener Erreger konnte das Cyanobakterium *Phormidium corallyticum* identifiziert werden. Im Gegensatz zu WBD wandert das charakteristisch schwarz gefärbte Band von der meist apikal betroffenen Stelle in Richtung Korallenbasis. Das Fortschreiten des Bandes stirbt meist an den Seiten ab, da der notwendige Lichteinfall für das bakterielle Wachstum zu gering ist. Als ansteckende Krankheit, kann BBD viele benachbarte Kolonien befallen.
- i) Red Band Disease (RBD): eine durch Cyanobakterien und andere Mikroorganismen leicht abhebbare und rot gefärbte Matte überzieht die befallenen Stellen; das Band breitet sich nicht wie bei BBD über den gesamten apikalen Kolonieteil aus, sondern beschränkt sich auf kleinere befallene Flächen.
- i) Black Overgrowing Canophyta (BOC): Cyanofyten-Rasen überziehen wie Fingerhüte meist verzweigte Korallen; der beschattende Effekt hat zur Folge dass das darunterliegende Korallengewebe abstirbt.
- i) Black Aggressive Band (BAB): Sehr ähnlich der BBD, allerdings ist BAB wesentlich schwächer pigmentiert und präsentiert sich eher in Grautönen. Allerdings sind die Verursacher von BAB (*Calothrix crustacea*, *C.scopulorum*, *Hormothamnium solutum*, *Langbia confervoides*, *L.semiplana*, *Phormidium spongelliae* und *Spirulina subtilissima*) in der Lage das Korallenskelett teilweise anzuknabbern.
- i) Bacterial Infection (BI): ein durch übermässige Mucusproduktion angezüchteter Bakterienrasen, mit einem noch nicht identifizierten Auslösebakterium nutzt das glycopeptidhaltige Substrat sowie das darunterliegende Korallengewebe als Ernährungsbasis.
- i) Fungal Infection (FI): Pilzbefall durch diverse *Phycomycetus sp.* Ascomycete
- i) Lethal Orange Disease (LOD): eine tödlich verlaufende Krankheit der riffbildenden Kalkalge *Porolithon onkodes*; der Verursacher ist bis dato noch nicht bekannt - wird allerdings den Bakterien zugeordnet.
- i) Skeleton Eroding Band (SEB): der Ciliat *Halofolliculina corallasia* wurde als Erreger definiert. Dieser Organismus ist in der Lage nicht nur das lebende Gewebe, sondern auch das Skelett von verzweigten Korallen zu erodieren.
- i) *Metapeysonnalia corallepida* (PEY): dieser epizoischer Organismus befällt die riffbildenden Kalk-Rotalgen der Riffkante.
- i) White Syndrome (WS): ist eine Kombinationskrankheit von WBD, TBL und SDR. Sie wird von der korallivoren Schnecke *Drupella cornus* aber auch von der *Coralliophila violacea* ausgelöst.
- i) Yellow Band Disease (YBD): eine der BBD ähnlichen Krankheit; allerdings verursacht das gelbwandernde Band eine massive Abstossung der befallenen Gewebsstellen.
- i) Coralline Lethal Disease (CLD): eine tödlich verlaufende Krankheit der Kalkalge *Halimeda sp.* Dabei ist die weisse Ringbildung gekennzeichnet, in deren Mitte Fadenalgen sitzen. Der Erreger ist noch unbekannt.
- i) Dark Spot Disease (DSD): eine dunkle Pigmentierung (zuweilen gar dunkelgrau gefärbt) zeichnen die befallenen Stellen aus. Im Falle einer Bedeckung der Stellen mit Sediment so ist zu erkennen dass das nackte Gewebe darunterliegt. Wiederum ist der Erreger noch unbekannt.

Gewebsanomalien:

- i) Hyperplasie: eine gutartige Wucherung in der die befallenen Stellen voll funktionsfähig bleiben.
- i) Neoplasie: ist eine krebsartige Wucherung, in der die typische Korallenmorphologie verloren geht.

Teil VI - Literatur:References on the web:

- <http://www.gektidis.de/science/eilat.PDF>
<http://www.cmrc.org/general.htm>
<http://www.wooster.edu/geology/Bioerosion/Bioerosion.html>
<http://www.coralreefnetwork.com/marlife/fishes/fishes.htm>
<http://www.emory.edu/COLLEGE/ENVS/research/ichnology/tf-borings.htm>
http://www.the-daily-record.com/past_issues/08_aug/000814dr3.html
<http://www.calacademy.org/research/izg/echinoderm/conference/abst045.htm>
<http://www.univie.ac.at/Palaeontologie/kleemann/kleemann.htm>
<http://www.sos.bangor.ac.uk/~oss405/amb.html>
<http://www.uni-kiel.de/zoologie/marock/antif.htm>
<http://bio.bu.edu/~golubic/marine-cyano.html>
<http://biology.unm.edu/biology/bio404/phyla.html>
<http://www.conchylien.de/Liste.txt>

Bibliography:

- i) Antonius A, Riegl B. 1997; A possible link between coral diseases and a corallivorous snail (*Drupella cornus*) outbreak in the Red Sea; Atoll Research Bulletin 447, 1-9;
 i) Antonius A, Riegl B. 1998; Coral diseases and *Drupella cornus* invasion in the Red Sea; Coral Reefs 17, 48;
 i) Arnaud P.M., Thomassin B.A. 1976; First records and adaptive significance of boring into a free-living scleractinian coral (*Heterosammia michelini*) by a date mussel (*Lithophaga lessepsiana*); Veliger 18: 367-374;
 i) Bellwood D.R. 1995; Carbonate transport and within-reef patterns of bioerosion and sediment release by parrotfishes (Scaridae) on the GBR; Marine Ecology Progress Series 117: 127-136
 i) Bellwood D.R. 1995; Direct estimate of bioerosion by two parrotfish species *Chlorurus gibbus* and *C.sordidus*, on the GBR (AUS); Marine Biology 121: 419-429; Springer Verlag, Berlin - FRG
 i) Bellwood D.R. 1996; Production and reworking of sediment by parrotfish (Scaridae) on the GBR (AUS); Marine Biology 125: 795-800; Springer Verlag, Berlin - FRG
 i) Birkeland, 1997; Life and Death of Coral Reefs; Chapman & Hall, International Thomson Publ. New York – USA
 i) Bosch H.F. 1965; A gastropod parasite of solitary corals in Hawaii; Pacific Science 19(2): 276-268;
 i) Boekschoten G.J. 1966; Shell borings of sessile epibiontic organisms as paeoecological guides (with examples from the Dutch coast); Palaeoecology 2: 333-379;
 i) Bromley R.G. 1970; Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* Portlock; in Trace Fossils; Harper Collins pp.49-90;
 i) Bouillon J. Massin C. Van Goethem J. 1980; *Fungicava eilatensis* et *Leptoconchus striatus* (Gastropoda, Coralliophilidae), mollusques perforant des *Fungia* (Anthozoa, Fungiidae) recoltes en PNG; Koninklijke Akademie voor Overzeese Wetenschappen, Academie Royale des Sciences d’Outre-Mer 4: 549-570;
 i) DeVantier L.M., Endean R. 1988; The scallop *Pedum spondyloideum* mitigates the effects of *Acanthaster planci* predation on the host coral *Porites*: host defense facilitates by expatriation? Marine Ecol. Prog. Ser. 47: 239-301;
 i) Dijkstra H.H. 1987; The Pectinidae of New Caledonia; 14. *Pedum spondyloideum*; Rossiniana 36: 9-10;
 i) Dijkstra H.H. 1997; Results of the Rumphius Biohistorical Expedition to Ambon (1990) Part 6; Mollusca, Bivalvia, Pectinidae. Zool. Med. Leiden 71: 313-343;
 i) Evseev G.A. 1981; On the ecology of coral-boring bivalve *Lithophaga kuehnelti* Kleemann (Bivalvia: Mytilidae), GBR, AUS; Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. 2: 661-663; Manila - PLP
 i) Fischer 1980; Bioerosion durch Gelege von *Nerita fexiculata* und *N.scabicosata* (Gastropoda)
 i) Freiwald, Schönefeld, 1996; Marine Micropaleontology;
 i) Fonelli et al, 1994; Human Predation along Apulian rocky shores - Desertification caused by *Lithophaga lithophaga* predation; Marine Ecology Progress Series
 i) Gohar H.A.F., Soliman G.N. 1963; On the biology of three coralliophilids boring in living corals; reprint of *Magilus antiquus* Montfort 1810;
 i) Glaub I. 1988; Mikrobohrspuren in verschiedenen Faziesbereichen des Oberjura Westeuropas; Geolog. Paläontologische Abhandlungen 177: 135-16, Stuttgart - FRG;
 i) Glaub I, Bundschuh M. 1997; Comparative study on Silurian and Jurassic / Lower Cretaceous microborings; Cour. Forschungsinstitut Senckenberg 201: 123-135;
 i) Glaub I, Königshof P. 1997; Microborings in conodonts; Cour. Forschungsinstitut Senckenberg 201: 137-143;
 i) Glynn P.W. 1997; Bioerosion and coral reef growth; a dynamic balance; in Birkeland (ed.) Life and Death of Coral Reefs; Chapman & Hall, International Thomson Publ. New York - USA

- i) Gohar H.F., Soliman G.N. 1963; On three mytilid species boring in living corals; Publ. Mar. Biol. Station; Al-Ghardaqa 12: 65-98, 2pls.
- i) Golubic et al. 1975; Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates; in Frey: The study of trace fossils, chapter 12: 229-259;
- i) Goreau T.F., Goreau N.I., Neumann Y., Yonge C.M. 1968; *Fungiacava eilatensis* (Bivalvia, Mytilidae) a boring bivalve commensal in reef corals; American Zoologist 8(4) - Abstract - USA
- i) Goreau T.F., Goreau N.I., Soot-Ryen T., Yonge C.M. 1969; On a new commensal mytilid (Mollusca: Bivalvia) opening into the coelenteron of *Fungiacava scutaria* (Coelenterata) Journal of Zoology 158: 171-195, 3pls. London - UK
- i) Goreau T.F., Goreau N.I., Yonge C.M. 1970; On feeding and nutrition in *Fungiacava scutaria* (Bivalvia, Mytilidae), a commensal living in fungiid corals; Journal of Zoology 160: 159-172; London - UK
- i) Goreau T.F., Goreau N.I., Carter J.G. 1976; *Fungiacava scutaria* burrows in fossil *Fungia* (Pleistocene) from the Sinai Peninsula; Proceedings of the Royal Society of London; B 193: 245-252; London - UK
- i) Hadfield G.M. 1976; Molluscs associated with living tropical corals; Micronesica 12: 133-148;
- i) Hatcher B.C. 1983; Grazing in coral reef ecosystems; D.J. Barnes (ed.) Perspectives on Coral Reefs, 164-179;
- i) Highsmith R.C. 1980; Burrowing by the bivalve mollusc *Lithophaga curta* in the living reef coral *Montipora berryi* and a hypothesis of reciprocal recruitment; Marine Biology 56: 155-162;
- i) Hoeksema B.W., Achituv Y. 1993; First Indonesian record of *Fungiacava eilatensis*, endosymbiont of *Fungia* spp.; Bacteria 57: 131-138;
- i) Hodgkin E.P. 1964; Rate of erosion of intertidal limestone; Zeitschrift Geomorphologie NF 8: 385-392;
- i) Hutschings P.A. 1986 Biological destruction of coral reefs; Coral Reefs - 4; 239-252; Springer Verlag - Sydney AUS;
- i) Keine et al. 1995; Factors controlling the distribution of microborers in Bahamian reef environments; Facies 32: 174-188;
- i) Kleemann K. 1977; A new species of *Lithophaga* (Bivalvia) from the GBR, AUS; Veliger 20(2): 151-154, 2pls; Berkeley CA - USA
- i) Kleemann K. 1980; Boring bivalves and their host corals from the GBR; Journal of Moll. Stud., 46: 13-54; Reading
- i) Kleemann K. 1982; Ätzmuscheln im Ghetto? *Lithophaga* (Bivalvia) aus dem Leithakalk (Mittel-Miozän: Badenien) von Müllendorf im Wiener Becken, Österreich; Beitrag Paläont. Österreich 9: 211-231;
- i) Kleemann K. 1992; Coral communities and coral-bivalve associations in the northern Red Sea at Safaga, Egypt; Facies 26: 1-10;
- i) Kleemann K. 1994; Mytilid bivalve *Lithophaga* in upper Triassic coral *Pamiroseris* from Zlambach beds compared with Cretaceous *Lithophaga alpina*; Facies 30: 151-154;
- i) Kleemann K. 1994; Associations of corals and boring bivalves since the late Cretaceous; Facies 31: 131-140;
- i) Kleemann K. 1990; Coral associations, biocorrosion, and space competition in *Pedum spondyloideum* (Pectinidae, Bivalvia); P.S.Z.N.I., Mar. Ecol. 11(1): 77-94;
- i) Kleemann K. 1998; The amount of lost surface area and bioerosion in coral caused by associated bivalves - Abstracts p. 39-41; 2nd Intn. Bioerosional Workshop; March 29th-April 3rd, 1988; Harbor Branch Oceanographic Institution, Fort Pierce, FL - USA
- i) Kobluk D.R., Kahle C.F. 1977; Bibliography of the endolithic algae and fungi and related geologic processes; Bull. Can. Petroleum Geol. 25: 208-223;
- i) Kohlenmeyer J. 1969; The rule of marine fungi in the penetration of calcareous substances; Am. Zoologist 9, 741-746;
- i) Krumm D.K., Jones D.S. 1993; New coral-bivalve association (*Actinastrea-Lithophaga*) from the Eocene of Florida; J. of Paleont. 67 (6): 945-951;
- i) Kosuge & Suzuki 1985; Illustrated catalogue of *Latiaxis* and its related groups (Coralliophilidae); Inst. Malac. Tokyo; Spec. Publ. 1: 47pp;
- i) Kühnelt W. 1933; Über Anpassungen der Muscheln an ihren Aufenthaltsort; Biologia Generalis 9: 189-200, pl. 11;
- i) Kühnelt W. 1942; Bohrmuschelstudien III. Paläobiologica 7: 428-447;
- i) Lazar B., Loya Y. 1991; Bioerosion of coral reefs – chemical approach; Limnol. Oceanogr. 36: 377-383;
- i) Loya Y. 1982; Life history strategies of boring bivalves in corals; The reef and man; Proc. 4th Int. Coral reef Symp. 2: 756
- i) Macintyre I.G. 1985; Preburial and shallow-subsurface alteration of modern scleractinian corals; Paleontographica Am. 54: 229-244;
- i) Massin C. 1982; Contribution to the knowledge of two boring gastropods with an annotated list of the genera *Magilus* and *Leptoconchus*; Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 53(17): 1-28;
- i) Massin C. 1987; *Reliquiaecava*, a new genus of Coralliophilidae (Mollusca, Gastropoda); Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 57: 79-90;

- i) Massin C. 1989; Boring Coralliophilidae (Mollusca, Gastropoda): Coral host relationship; Proc. 6th Intern. Coral Reef Symp. Australia 1988 3: 177-184;
- i) Massin C. 1990; Biologie et écologie de *Leptoconchus peronii* (Gastropoda, Coralliophilidae) récolté en PNG, avec une redescription de l'espèce; Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 60: 23-33;
- i) Massin C. 1992; Ecology of some *Leptoconchus* spp. (Gastropoda, Coralliophilidae) infesting Fungiidae (Anthozoa, Madreporaria); 11th Intern. Malac. Congr. Abstract p.455; Siena - ITA
- i) Massin C. 1992; Quelques aspects de la biologie des Coralliophilidae et plus particulièrement du genre *Leptoconchus*; APEX (hors série); 19-20;
- i) McLean R.F. 1967; Measurements of beachrock erosion by some tropical marine gastropods; Bulletin of Marine Science 17: 551-561;
- i) McLean R.F. 1967; Erosion of burrows in beachrock in the tropical sea urchin *Echinometra lucunter*; Can. Journal of Zoology 45: 586-588;
- i) Mokady O., Bonar D.B., Arazi G., Loya Y. 1991; Coral host specificity in settlement and metamorphosis of the date mussel *Lithophaga lessepsiana* (Vaillant, 1865); Journal of Mar. Biol. Ecol. 146: 205-216;
- i) Mokady O., Arazi G., Bonar D.B., Loya Y. 1992; Settlement and metamorphosis specificity of *Lithophaga simplex* Iredale (Bivalvia: Mytilidae) on Red Sea Corals; Journal of Mar. Biol. Ecol. 162: 243-251;
- i) Mokady O., Bonar D.B., Arazi G., Loya Y. 1993; Spawning and development of three coral-associated *Lithophaga* species in the Red Sea; Mar. Biol. 115: 245-252;
- i) Morton B., Scott P.J.B. 1980; Morphological and functional specialization of the shell, musculature and pallial glands in the Lithophaginae (Mollusca: Bivalvia); Journal of Zoology 192:179-201; London - UK
- i) Morton B. 1983; Coral associated bivalves in the Indo-Pacific; in Wilbur K.M. (ed.) The Mollusca 6: 139-224; Academic Press, Orlando FL - USA
- i) Morton B., 1990; Coral and their bivalve borers – the evolution of a symbiosis; in Morton B. (ed.) The Bivalvia; p.12-46; Academic Press, Orlando FL - USA
- i) Nielsen C. 1986; Fauna associated with the coral *Porites* from Phuket, Thailand (Part 1): Bivalves with description of a new species of *Gastrochaena*; Res. Bull. Phuket Mar. Biol. Center 42: 1-24;
- i) Nishi E., Nishihira M. 1999; Use of animal density banding to estimate longevity of infauna of massive corals; Fisheries Science 65(1): 48-56;
- i) Ogden J.C. 1977; Carbonate sediment production by parrot fish and sea urchins on Caribbean Reefs; p 281-288 in S. H. Frost, M. P. Weiss and J. B. S. (eds.). Reefs and Related Carbonates - Ecology and Sedimentology. The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma – USA
- i) Patton W.K. 1976; Animal associates of living reef corals; in Biology and Geology of Coral Reefs; Jones O.A. & Edean R. (eds.), Vol.3, Biology 2: 1-36; Academic Press, N.Y. - USA
- i) Quoy J.R., Gaimard J.P. 1835; Voyage découvertes de l'Astrolabe ... pendant ... 1826-1829 sous le commandement de M.J.Dumont d'Urville 9 (=Zoologie 3): 1-644; Atlas, Mollusques 93 pls. Testu, Paris - FRA
- i) Radtke et al. 1997; Microbial assemblages involved in tropical coastal bioerosion; an Atlantic-Pacific comparison; 8th Coral Reef Symposium;
- i) Radtke G. et al. 1997; The identity of an endolithic alga *Ostreobium brabantium*; Cor. Forschungsinstitut Senckenberg; Vol.201: p341-347;
- i) Radtke G. et al. 1997 Bibliographic Overview of Micro- and Macroscopic Bioerosion; Cor. Forschungsinstitut Senckenberg; Vol.201: p307-340;
- i) Radtke G., Le Campion-Alsumard T., Golubic S. 1996; Microbial assemblages of the bioerosional "notch" along tropical limestone coasts; Algalogical Studies 83: 469-482;
- i) Risk M.J. & Sammarco P.W. 1982; Bioerosion of corals and the influence of damselfish territoriality: a preliminary study; Oecologia 52, 376-380, Berlin - FRG
- i) Robertson R. 1963; Wentletraps (Epitoniidae) feeding on sea anemones and corals; Proc. Malac. Soc. 35: 51-63; London - UK
- i) Robertson R. 1970; Review of the predators and parasites of stony corals, with special reference to symbiotic prosobranch gastropods; Pacific Sci. 24(1): 43-54;
- i) Russel R.J. 1963; Recent recession of tropical cliffy coasts; Science 139 (3549): 9-15;
- i) Sabelli B. Taviani M. 1984; Red Sea record of a *Fungia*-associated Epitoniid. Boll. Malacologico 20: 91-94; Milano - ITA
- i) Sammarco P.W., Williams A.H. 1982; Damselfish territoriality: influence on *Diadema* distribution and implications for coral community structure; Marine Ecology Progr. Ser. 8: 53-59
- i) Sammarco P.W., Carleton J.H. 1982; Damselfish territoriality and coral community structure: reduced grazing, coral recruitment, and effects on coral spat; Proc. 4th Intern. Coral Reef Symposium 2: 525-535; Manila - PLP
- i) Sammarco P.W., Carleton J.H., Risk M.J. 1986; Effects of grazing and damselfish territoriality of dead corals: direct effects; Journal of Exp. Marine Biol. Ecol. 98: 1-19
- i) Sammarco P.W., Risk M.J., Rose C. 1987; Effects of grazing and damselfish territoriality on internal bioerosion of dead corals: indirect effects; Journal of Exp. Marine Biol. Ecol. 112: 185-199

- i) Savazzi E. 1982; Commensalism between a boring mytilid bivalve and a soft bottom coral in the Upper Eocene of northern Italy; *Paläont. T.* 56: 165-175
- i) Savazzi E. 1999; Constructional morphology of the bivalve *Pedum*; in P.A. Johnston & J.W. Haggart (eds.) *Bivalves: an Eon of evolution; Paleobiological studies honoring Norman D. Newell*; pp. 413-421; Univ. Calgary Press; Alberta - CDN
- i) Schmidt H. 1990; Mikrobohrspuren in Fossilien der triassischen Hallstätter Kalke und ihre bythymetrische Bedeutung; *Facies* 23: 109-120;
- i) Schneider J., Torunski H. 1983; Biokarst on limestone coasts, morphogenesis and sediment production; *PSZI Marine Ecology* 4: 45-63;
- i) Schumacher H. 1993; Impact of some corallivorous snails on stony Corals in the Red Sea; *Proc. 7th Intn. Coral Reef Symp.* 2: 840-846; Guam - USA
- i) Scoffin T.P.; Bradshaw C. 2000; The Taxonomic Significance of Endoliths in Dead versus Live-Coral Skeletons; *Palaios*. 15: 248-254;
- i) Scott P.J.B. 1980; Association between scleractinians and coral-boring molluscs in Hong Kong; Pp. 121-128 in Morton B. (ed.); *Proc. 1st Intn. Workshop Malacofauna of Hong Kong and Southern China*, Hong Kong Univ. Press - CHN
- i) Scott P.J.B. 1985; Aspects of living coral associates in Jamaica; *Proc 5th Intn. Coral Reef Congress*; Tahiti, 5: 345-350;
- i) Scott P.J.B. 1986; A new species of *Lithophaga* (Bivalvia: Lithophaginae) boring corals in the Caribbean; *Journal of Moll. Stud.* 52: 55-61;
- i) Scott P.J.B. 1987; Association between corals and macro-infaunal invertebrates in Jamaica, with a list of Caribbean and Atlantic coral associates; *Bull. of Marine Science* 40: 271-286;
- i) Scott P.J.B. 1988; Initial settlement behavior and survivorship of *Lithophaga bisculata* (Mytilidae: Lithophaginae); *Journal of Moll. Stud.* 54: 97-108;
- i) Scott P.J.B. 1988; The effect of *Lithophaga* (Bivalvia: Mytilidae) boreholes on the strength of the coral *Porites lobata*; *Coral Reefs* 7: 145-151;
- i) Soliman G.N. 1969; Ecological aspects of some coral-boring gastropods and bivalves of the northwestern Red Sea; *American Zoologist* 9: 887-894;
- i) Sutton M. 1983; Relationships between reef fishes and coral reefs; in D.J. Barnes (ed.). *Perspectives on Coral Reefs*; p 248-255;
- i) Taylor J.D., Way K. 1976; Erosive activities of chitons at Aldabra Atoll; *Sedimentary Petrology* 46: 974-977;
- i) Torunski H. 1979; Biological erosion and its significance for the morphogenesis of limestone coasts and for near-shore sedimentation; *Seckenbergiana maritima* 11: 193-265;
- i) Treatise 1975; Trace Fossils, Vol. "W", Frey R., Borings The Study of Trace Fossils, W1222 ff;
Galubic et al; Boring Microorganisms
- i) Trudgill S.T. 1976; The marine erosion of limestone on Aldabra Atoll, Indian Ocean; *Zeitschrift Geomorphologie (Supplement)* 26, 164-200;
- i) Trudgill S.T. 1983; Measurement of rates of erosion of reefs and reef limestones; in Barnes D.J. (ed.) *Perspective on Coral Reefs*, 256-262;
- i) Trudgill S.T. 1987; Bioerosion of intertidal limestone; Co. Clare, Eire - 3 Zonation, process and formation; *Marine Geology* 74: 111-121;
- i) Vogel K. et al; 1996; Scientific results from investigations of microbial borers and bioerosion in reef environments; *Göttinger Arb. Geol. Paläont. Sb2*: 139-143;
- i) Waller T.R. 1972; The Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) of Eniwetok Atoll, Marshall Islands; *Veliger* 14 (3): 221-264;
- i) Wood R. 1999; Reef Evolution; Oxford University Press; Cambridge - UK;
- i) Yonge C.M. 1967; Observation on *Pedum spondyloideum* Gmelin, a scallop associated with reef-building corals; *Proc. Malac. Soc.* 37: 311-323; London - UK
- i) Zibrowius H. 1998; A new type of symbiosis: *Heterocyathus japonicus* (Cnidaria: Scleractinia) living on *Fissidentalium venedei* (Mollusca: Scaphopoda); *Zool. Verh.* 323: 319-340; Leiden - FRG
- i) Zibrowius H., Arnaud P.M. 1995; New records of molluscs (*Leptoconchus*, *Lithophaga*, *Fungicava*) that bore Indo-Pacific reef corals and their interactions with their hosts; *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 4 sér, 16, sec. A: 231-244; Paris - FRA