

# Waarom waterstroming

REEFSECRETS

32



# essentieel is voor koralen

Onderzoek gedurende enkele decennia heeft ons geleerd dat de gezondheid van koralen wordt beïnvloed door meerdere factoren, zoals licht, waterkwaliteit en waterstroming. De betekenis van waterstroming wordt erkend door wetenschappers en hobbyisten en onze kennis van de manier waarop waterstroming van invloed is op koralen neemt toe. Op dit moment is het duidelijk dat waterstroming een impact heeft op vele processen in koralen, waaronder gasuitwisseling, warmteafvoer, gevoeligheid voor bleaching (bleken, red.), toelevering van voedsel, verwijdering van afval en sedimentatie, groei en reproductie. Inzicht in de cruciale rol van de waterstroming geeft steeds meer inzicht in de wijze waarop koralen groeien en heeft een positief effect op de mogelijkheid om succesvol koralen te kunnen kweken.

Hedendaagse rifaquaria doen denken aan intensive care units, uitgerust met geavanceerde apparatuur zoals state of the art verlichting, efficiënte eiwitafschuimers en krachtige circulatiepompen. Het belang van het nabootsen van de natuurlijke omgeving van de koraalrif is door aquaristen goed begrepen, hetgeen resulteert in gezonde, snelgroeiende koralen. In dit artikel wil ik een overzicht van de mechanismen die aan het positieve effect van waterstroming op koralen ten grondslag liggen beschrijven.

Tekst en foto's, tenzij anders vermeld, door Tim Wijgerde  
Het artikel is vertaald door Hans Friederichs

## Gasuitwisseling

Een van de belangrijkste effecten van waterstroming is dat het de gasuitwisseling in de koraalweefsel verbetert. Koralen zijn dieren met een relatief eenvoudige anatomie zonder complexe organen zoals longen. Daarom zijn ze voor hun ademhaling aangewezen op diffusie, de uitwisseling van gassen tussen de koraal en de externe omgeving.

Aangezien koralen aan de buitenkant een slechts twee cellen dikke weefsel laag bezitten (het ectoderm ofwel de huid) en daar binnen het gastroderm (vergelijkbaar met een darm) kan een gas zoals zuurstof eenvoudig in de koraal binnentreden. 's Nachts is het voor koralen essentieel dat er op deze wijze zuurstof kan worden opgenomen. Daarentegen bevindt zich overdag een overdaad aan zuurstof in de koraalweefsel door dat de in de meeste koralen aanwezige zooxanthellae deze zuurstof onder invloed van (kunst) licht zelf via fotosynthese produceren. Overdag geven deze koralen dan ook zuurstof af. Daarentegen geven deze koralen 's nachts kooldioxide af, hetgeen dan weer overdag wordt "ingeademd".

Om het vermogen tot gasuitwisseling te maximaliseren vormen veel koralen uitstulpingen aan het oppervlakte van hun lichaam. Desondanks wordt deze gasuitwisseling minimaal bij stilstaand water. Dit komt door de zogenaamde "Diffusive Boundary Layer" welke koralen omgeeft; een laag die de uitwisseling van gassen begrenst, in deze vertaling afgekort als "DBL".



De poliepen van octokoralen (hier *Sarcophyton* sp.) vertonen vertakte tentakels, die hun oppervlak verhogen. Dit kan gasuitwisseling, de opname van voedingsstoffen en de verwijdering van afval vergemakkelijken.

Het DBL is een laag van betrekkelijk stilstaand water die de koralen omringt en wordt soms aangeduid als de "tissue boundary layer" (vertaald: "weefselgrenslaag", red.). Deze stilstaande laag wordt gevormd als gevolg van de wrijving tussen zeewater en de koraal en heeft tot gevolg dat dicht op de koraal het water niet stroomt. Deze laag zorgt er bijvoorbeeld voor dat zich hier in overdag zuurstof ophoopt terwijl de koraal deze zuurstof "wil" afstoten. Daarentegen kan deze DPL 's nachts een tekort aan zuurstof in zich tonen terwijl de koraal actief "wil" ademen. Een ophoping van of juist tekort aan gassen in de DBL vermindert de diffusiesnelheden want diffusie vereist een bepaalde concentratiedichtheid

ofwel een verschil tussen de interne en externe omgeving. Dit betekent dat wil een gas naar de koraal toe worden gevoerd, de concentratie van dat gas hoger moet in de externe omgeving dan in weefsel van de koraal moet zijn. Wil het mogelijk zijn dat de koraal een gas effectief vrijgeeft, dan dient de concentratie van dit gas in de omgeving van de koraal lager dan binnen de koraal te zijn. Hoe hoger de concentratiegradiënt, ofwel het verschil tussen de externe en interne concentratie, hoe hoger de snelheid van de verspreiding. Deze relatie tussen de concentratiegradiënt en diffusiesnelheid werd voor het eerst beschreven door Adolf Fick in 1855 en staat bekend als Fick's eerste wet van diffusie.

Deze wet heeft belangrijke gevolgen voor de fysiologie van koralen. Met "(actieve) efflux" wordt de snelheid of mate bedoeld waarin een stof (vooral een vergif of antibioticum) door middel van actief transport de cel wordt uitgepompt. Wanneer zich bijvoorbeeld overdag zuurstof ophoopt in de DBL zal de "efflux-rate" (de snelheid of mate waarin zuurstof door middel van actief transport de cel wordt uitgepompt, red.) gereduceerd worden aangezien de concentratiegradient tussen koraalweefsel en zeewater afneemt; d.w.z. dat zowel binnen als buiten de koraal de zuurstofconcentratie laag is. Dus kan de DBL beschouwd worden als een fysieke barrière die diffusie verhindert. Waar uit het belang van waterstroming duidelijk aan de orde blijkt te zijn.

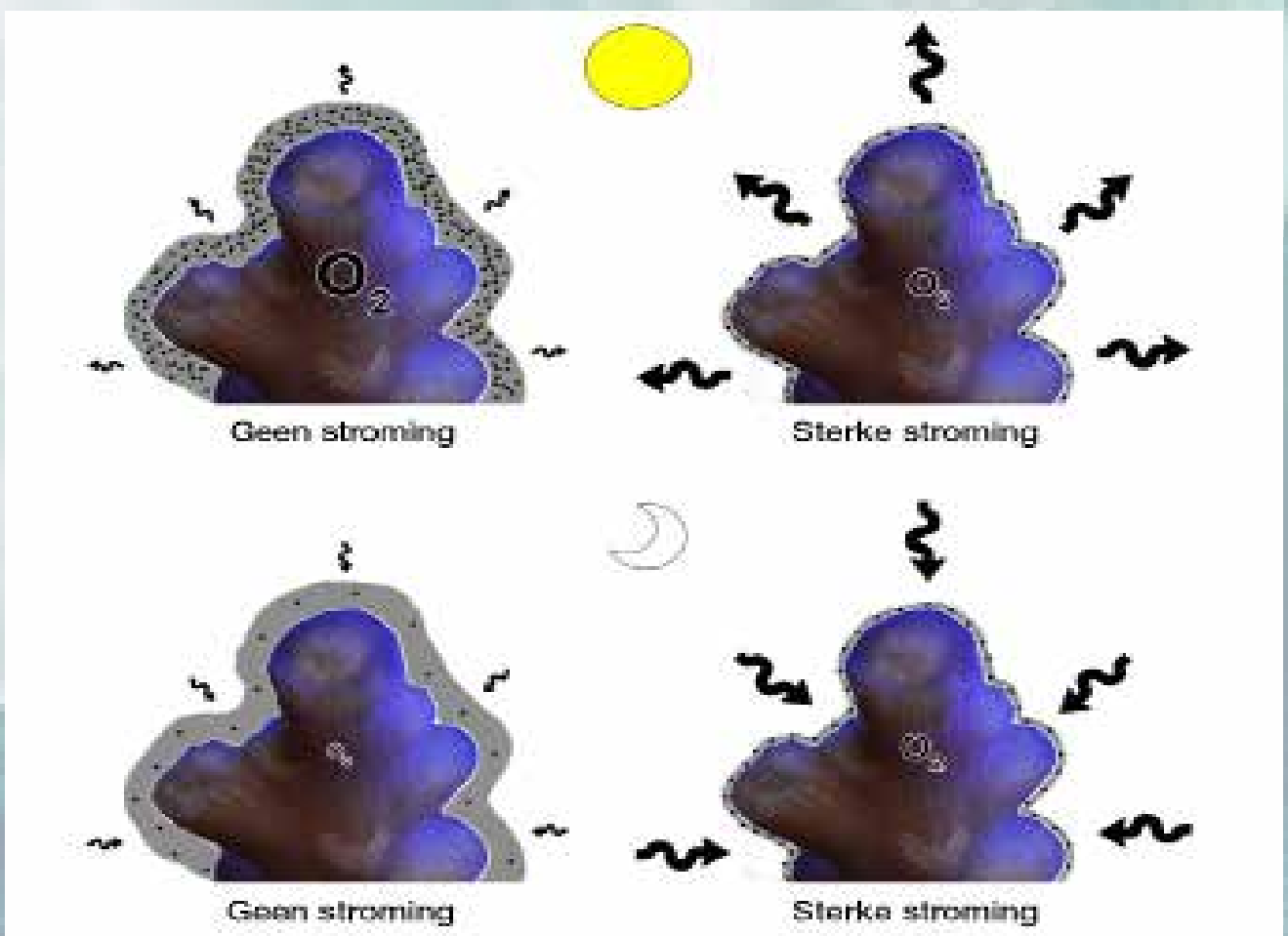
Wanneer de waterstroming toeneemt, neemt de dikte van de DBL rond de koraal af doordat een deel van de wrijving tussen de koraal en het zeewater door deze waterstroming wordt geneutraliseerd. Omgekeerd, wanneer waterstroming afneemt, neemt de dikte van de DBL toe. Dus verbetert een hoge waterstroomsnelheid de diffusie door het reduceren van de negatieve impact die de DBL op de gasuitwisseling heeft. De tekening hieronder illustreert hoe waterstroming de diffusie door het reduceren van DBL-dikte faciliteert: zie schematische tekening.

Onderzoek heeft aangetoond dat zowel de ademhaling en de fotosynthese worden versterkt door waterstroming en er tevens tegelijkertijd reductie van de grenslaagdikte aan de

orde is (Massa et al. 2010). Fotosynthese en ademhaling zijn van vitaal belang voor de gezondheid van de koraal want het zijn factoren die de koraal voorzien van energie waarmee de koraal in staat is om te groeien en te reproduceren.

#### Afvoer van warmte

Naast het verbeteren van de gasuitwisseling verhoogt de waterstroming de uitwisseling van energie tussen de koraal en zijn omgeving. Een recent onderzoek toonde aan dat koralen minder opwarming van hun weefsel laten zien wanneer het water sneller stroomt (Jimenez et al. 2011). Voor deze studie werd gebruikgemaakt van microsensoren die temperatuurveranderingen aan het oneffen oppervlak van verlicht koraal (*Leptastrea purpurea* en *Platygyra sinensis*).



Schematische tekening van hoe de waterstroom diffusie in koralen verbetert, hier een *Acropora* sp. De grenslaag is afgebeeld in grijs, zuurstofmoleculen zijn voorgesteld door zwarte bolletjes, hoe groter dit zuurstofsymbool hoe meer zuurstof zich heeft opgehoopt in de koraalweefsel en hoe hoger de mate van diffusie hoe groter de pijl die de diffusie symboliseert is weergegeven. Overdag vermindert waterstroming de dikte van de grenslaag en daarmee de ophoping van zuurstof door de koraalweefsel waardoor de zuurstofconcentratiegradient tussen de koraal en het omringende zeewater zich verhoogt. Dit resulteert in een hogere uitstroom van zuurstof vanuit de koraal naar de omgeving waardoor er in de koraalweefsel een stabiele zuurstofconcentratie blijft gehandhaafd. De waterstroming tijdens de nacht heeft een soortgelijk maar tegenovergesteld effect: uitputting van de zuurstof in de grenslaag en het desondanks verhogen van de instroom van zuurstof richting koraalweefsel dankzij het handhaven van een hoge zuurstofgradient. Dit resulteert ook nu weer in een stabiele zuurstofconcentratie in het weefsel.



De verkregen gegevens lieten zien dat er op een millimeterschaal direct aan het oppervlak van de koraal een iets lagere temperatuur dan in het omringende water aan de orde was. Dit gold eveneens voor de zogenaamde “thermal boundary layer” (thermische grenslaag; TBL, red.).

Volgens de onderzoekers, zou de aanwezigheid van een TBL ons hebben doen inzien hoe het komt dat koralen binnen een aantal kolonies niet overal aan hun oppervlak dezelfde mate van bleaching laten zien. Zij onderzochten ook het effect van waterstroming op de thermische micro-omgeving van halfbolvormige en vertakte koralen (respectievelijk *Porites lobata* en *Stylophora pistillata*). Voor beide soorten koraal, bleek de dikte van de TBL aanzienlijk te zijn gereduceerd van 2,5 mm bij een geringe waterstroming (0,3 cm s<sup>-1</sup>) tot 1 mm bij gemiddelde waterstroming (5 cm s<sup>-1</sup>). Hoewel deze daling in TBL-dikte door stroming marginaal mag lijken zijn de effecten opvallend; het verschil komt neer op 0,1-0,5 grad Celsius vermindering van de warmte van de koraaloppervlak. Aangezien zoöxanthellen zeer gevoelig voor verhoging van de omgevingstemperatuur zijn kan dit het verschil tussen een gebleekt of ongebleekt koraal betekenen. Inderdaad werden de eerste tekenen van bleaching bij vertakkende koralen waargenomen bij die koralen die zich in het centrum van een kolonie bevonden; de plaats waar waterstroming relatief zwak is (Rowan et al. 1997).

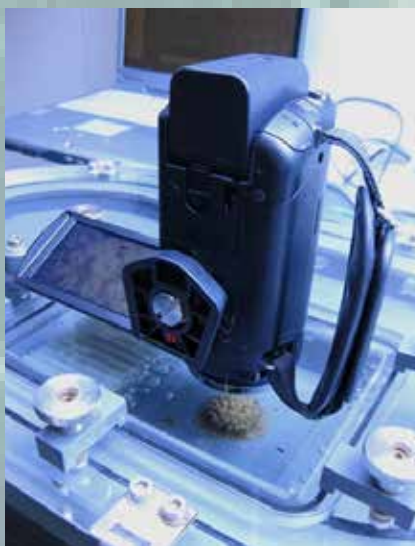
De eerste twee paragrafen van dit artikel samenvattende kunnen we stellen dat verbeterde gasuitwisseling en warmteafvoer bij hogere waterstromingssnelheden koraalverbleking, stress en de gevolgen hier van kan verminderen. Dit is waarschijnlijk het gevolg van een stabielere zuurstofconcentratie en temperatuur van koraalweefsel bij hoge waterstromingssnelheid.

#### Toevoer van voedingsstoffen en voeding

Over waterstroming is eveneens bekend dat zij een factor is die invloed uitoefent op de toevoer van voedingsstoffen. Denk daarbij

bijvoorbeeld aan opgeloste anorganische stoffen (dissolved inorganic matter; DIM, red.) zoals ammonium en fosfaat, organische stoffen (DOM, red.) zoals aminozuren en organisch materiaal (particulate organic matter, POM, red.), het laatste in de vorm van detritus en plankton.

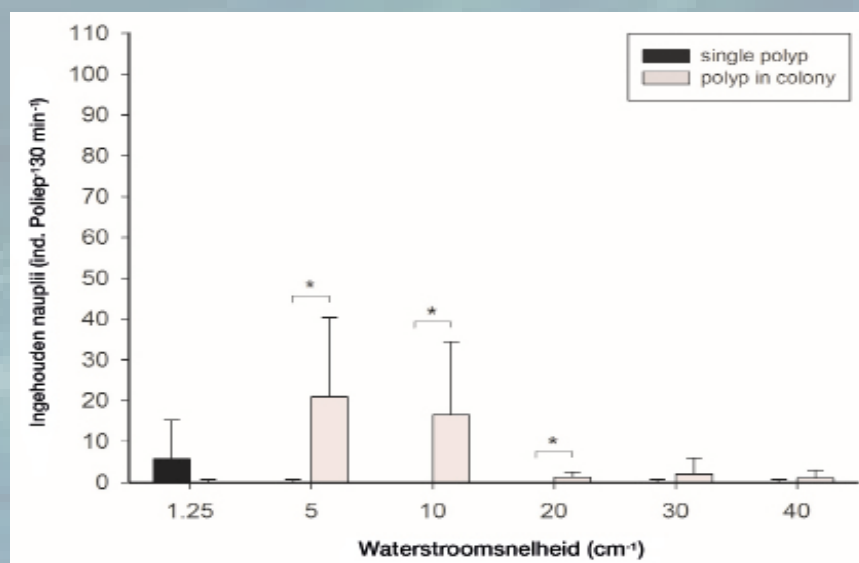
Tal van studies (bijvoorbeeld Dai Lin en 1993; Fabricius et al 1995; Heidelberg et al, 1997; Helmuth en Sebens 1993; Hunter 1989; Lin et al 2002; Sebens et al 1997, 1998) hebben onderzocht hoe de waterstroming de



Door het gebruik van videocamera's kan het effect van de waterstroming op het voedingsproces door koraal in detail bestudeerd worden.

mogelijkheid voor koralen om fyto- en zoöplankton te vangen door koralen. Het ging hierbij om softkoralen, gorgonen en steenkoralen. Onlangs onderzochten wij in ons laboratorium de effecten van waterstroming en koloniegrootte op de mate waar in de steenkoraal *Galaxea fascicularis* beïnvloedt (Wijgerde et al. 2012).

Onze waarnemingen waren consistent met vele eerder uitgevoerde studies ten aanzien van het feit dat koralen een waterstromingssnelheids-optimum, waarop ze optimaal (maximaal) in staat zijn hun prooi te vangen, kennen. Een algemene trend lijkt te zijn dat bij tussenliggende stromingssnelheden van 5 tot 15 cm s<sup>-1</sup>, koralen het best in staat zijn deeltjes te vangen. Dit komt overeen met de gemiddelde stromingssnelheden waar aan koralen blootgesteld worden in de natuur hoewel lokaal de stromingssnelheden relatief laag bijvoorbeeld in lagunes of hoog bijvoorbeeld op riftoppen kunnen uitvallen. Solitaire poliepen kunnen zich anders gedragen dan kolonies, echter *G. fascicularis*-poliepen behouden ook bij zeer lage stromingssnelheden van 1,25 cm s<sup>-1</sup> het vermogen om de meeste prooien te vangen. Dit is mogelijk te wijten aan het feit dat een poliep niet wordt overschaduwed door omringende koloniale poliepen.



Het effect van de waterhoeveelheid op prooivangst door *Galaxea Fascicularis* poliepen. Poliepen in kolonies vangen meer prooien dan eenlingen bij gemiddelde waterstromingssnelheden terwijl solitaire poliepen de meeste prooi vangen bij een lage waterstromingssnelheid.

Kennis van de wijze waar op waterstroming invloed heeft op koraalvoedsel vangen is met het oog op aquacultuur en aquariumhobby relevant aangezien de opname door

de koraal van voedingsstoffen en plankton essentieel zijn voor de koraalgroei (zo beoordelen Houllbrèque en Ferrier-Pagès 2009; Osinga et al. 2011). Een waterstromingsmeter

kan de aquarist helpen bij het optimaliseren van het afregelen van lokale stroming in het aquarium zodat de voedselopname en groei kunnen worden geoptimaliseerd.



Foto boven: Poliepen van de steenkoraal *Galaxea fascicularis* lijken zich zelf optimaal te voeden bij lage en matige stroomsnelheden van 1,25 tot 10 cm s<sup>-1</sup>. Let op de draaikolk die zich heeft gevormd aan de lizijde van de poliep waar in zich *Artemia* nauplii concentreren. Foto: Pascal Spijkers. Foto onder: De microscopische pinnules op de tentakels van deze gorgoonpoliepen kunnen worden gebruikt voor het filteren van pico- en nanoplankton inclusief bacteriën, algen en protozoa uit het stromende water.

<http://www.youtube.com/watch?v=9dloJs9LMR4&feature=share&list=UUSnpNM2Rag6cmQDnmYGVMyg>

Deze video toont dat zelfs small-polyep corals (SPS, red.) zoals *Stylophora pistillata* zoöplankton, hier *Artemia* nauplii van ongeveer 440 micron in lengte, vangt en opneemt. Hoewel hier prooi hier met de hand werd verstrekt "vertrouwen" korallen veelal op de aanvoer van plankton via waterstroming.

### Afval en verwijdering van sediment

Naast voedingsstoffen en voedselvoorziening is de verwijdering van afval belangrijk voor de gezondheid van de koraal. Korallen zijn bekend met afscheiden van metabolische afvalproducten zoals DOM en slijm (Ferrier et al Pagés-1998. Bythell en Wild 2011) en deze afscheiding kan door waterstroming worden versterkt. Bijvoorbeeld, De Caraïbische soort *Porites porites* scheidt met een interval van één maal per 14 dagen grotere hoeveelheden mucus af. De mucus kan een gehele kolonie tijdelijk bekleden. Deze bekleding wordt dan snel gekoloniseerd door bacteriën of algen en de bekleding kan dan ook sediment gaan bevatten Wanneer dit in de natuur of in het aquarium plaatsvindt lijken de *Porites porites*-korallen ziek of dood. Na enkele dagen echter worden de ommantelingen vrijgegeven en door de waterstroming afgevoerd waardoor er weer gezonde poliepen kunnen ontstaan. Zonder waterstroming zouden deze korallen zeker dood gaan.

De waterstroming is niet alleen van positieve invloed op het verwijderen van mucus maar ook op de verwijdering van sediment op koraal. Sediment wordt beschreven als alles wat zich op koraal vestigt inclusief detritus en zand hetgeen een hele kolonie kan verstikken bij een hoge prevalentie van sediment en/of een lage waterstroming. Een sterke concentratie van sediment op koraal resulteert in afstervend weefsel. De hoeveelheid van het sediment en de tijdsduur van de blootstelling van koraal aan dit sediment hebben verschillende effecten op korallen, afhankelijk van de diverse soorten (beschreven door Ertmeijer et al. 2012). Korallen van de

familie Fungiidae lijken echter op deze regel een uitzondering te vormen. Recentelijk hebben Bongaerts et al. (2012) geobserveerd dat de korallen *Lobactis scutaria* en *Herpolitha limax* zich bij een situatie van levend begraven worden via wat zij noemen "pulsative inflation" (pulserend pompen, red.) binnen enkele uren

kunnen uitgraven. Deze unieke capaciteit houdt verband met de niche waar in deze korallen zich in de natuur geplaatst direct op de zandbodem bij een storm bevinden. Los hiervan is ook bij deze korallen waterstroming steeds een belangrijk middel om sediment te verwijderen van het koraalweefsel.



Deze Caraïbische *Porites porites* vormt op regelmatige momenten na een vast tijdsinterval een dik mucusomhulsel hetgeen bedekt wordt met sediment, bacteriën en algen (zie de exemplaren links en rechts van het midden). Na enkele dagen wordt dit omhulsel verwijderd door de waterstroming waarna gezonde poliepen uit gaan staan.

### Groei

Het is duidelijk dat waterstroming de koraalfysiologie op meerdere manieren beïnvloedt hetgeen resulteert in toename van de groeisnelheid. Twee recent uitgevoerde onderzoeken van Schutter et al. (2010, 2011) toonden aan dat de mate van waterstroming een positief verband met koraalgroei vertoont en dat waterstroming het effect van licht op de groei versterkt. Voor hun eerste onderzoek kweekten zij *G. fascicularis* kolonies blootgesteld aan waterstromen variërend van 0 tot 25 centimeter s<sup>-1</sup>. Het drijvend gewicht, het oppervlak en het aantal poliepen werden met regelmatige intervallen gemeten. Bij de hoogste stromingssnelheid van 25 centimeter s<sup>-1</sup>, vonden zij de grootste toename van groei bij deze korallen. De theorie dat een hogere stromingssnelheid oplevert dat er minder competitie tussen korallen oplevert werd gepostuleerd. Voorts stelden zij dat een toename van ademhaling en van (an-)organische voedselinname evenzeer verantwoordelijk zouden kunnen blijken te zijn voor de toename van de groei bij de hoogste waterstromingssnelheid. Bij het tweede onderzoek stelden zij

dezelfde soort koraal bloot aan een gemiddelde (PAR van 300  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en hoge lichtintensiteit (600  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en twee waterstromingssnelheden (respectievelijk 5 a 10 én 15 a 25 centimeter per s<sup>-1</sup>). Zij troffen een synergetisch effect van waterstromingssnelheid met lichtintensiteit aan. Het feit dat een hoge lichtintensiteit bij een hoge stromingssnelheid resulteert in sterkere invloed op fotosynthese wordt door deze mariene biologen gezien als een blijvend laagere zuurstofstress. Afgifte van zuurstof vanuit de weefsels van dieren is van belang aangezien zuurstof in een hoge concentratie voor hen giftig is. Dit betekent voor een aquarium dat stroming en lichtintensiteit zouden moeten worden afgestemd op elkaar.

### Slotopmerking

In dit artikel werd het effect van waterstromingssnelheid op het welzijn van korallen onderstreept. Echter, het belang van deze waterstromingssnelheid heeft nog andere effecten op de korallen zoals op seksuele reproductie aangezien via de waterstroming gameten en larven van de ene koraalkolonie naar de andere wordt getransporteerd.





Onthoud dat koraalgroei en koraalgezondheid beïnvloed worden door een complex van factoren waarvan waterstroming een belangrijke factor is. Aquaristen kunnen dit inzicht meenemen en hun waterstromingssnelheid optimaliseren. Dit zal een heilzaam effect hebben op de gezondheid en groeikracht van de koralen.

### Referenties

Bongaerts P, Hoeksema BW, Hay KB, Hoegh-Guldberg O (2012) Mushroom koralen overwinnen levend begraven door middel van gepulste inflatie. *Koraalriffen* 31: 399

Bythell JC, Wild C (2011) Biologie en ecologie van koraal slijm release. *J Exp Mar Biol Ecol* 408: 88-93

Dai C-F, Lin M-C (1993) De effecten van stroming op het voeden van de drie gorgonen uit het zuiden van Taiwan. *J Exp Mar Biol Ecol* 173: 57-69

Erttemeijer PLA, Riegl B, Hoeksema BW, Todd PA (2012) Milieu-effecten van bagger- en andere sediment verstoringen van koralen: Een overzicht. *Mar Poll Bull* 64: 1737-1765

Fabricius KE, Genin A, Benayahu Y (1995) Flow-afhankelijke herbivorie en groei in zoöxanthellen-vrij zachte koralen. *Limnol Oceanogr* 40: 1290-1301

Ferrier-Pagès C, Gattuso JP, CAUWET G, Jaubert J, Allemand D (1998) Onthechting van opgeloste organische koolstof en stikstof door de zooxanthella koraal *Galaxea fascicularis*. *Mar Ecol Prog Ser* 172: 265-274

Heidelberg KB, Sebens KP, Purcell JE (1997) Effecten van prooi vluchtgedrag en waterstroom op de prooi vast te leggen door de madreporaria koraal, *meandrina meandrites*. *Proc 8 Int Coral Reef Symp* 2: 1081-1086

Helmuth B, Sebens K (1993) De invloed van de kolonie morfologie en oriëntatie op deeltje capture stromen door de madreporaria koraal *Agaricia agaricites* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol* 165: 251-278

Hunter T (1989) Suspension voeden in oscillerende stroom: het effect van de kolonie morfologie en flow regime zich met plankton capture door de Hydroid lange zeedraad. *Biol Bull* 176: 41-49

Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C (2009)



*Tubastrea* spp. lijkt voordeel te hebben van hoge waterstromingssnelheden.

heterotrofie in tropische madreporaria koralen. *Biol Rev Camb Philos* 84: 1-17

Jimenez IM, Kühl M, Larkum ADW, Ralph PJ (2011) Effecten van stroom en kolonie morfologie op de thermische grenslaag van koralen. *J R Soc Interface* 8: 1785-1795

Lin MC, Liao CM, Dai CF (2002) Het modeleren van de effecten van verzadiging op het voederen tarief van een koloniaal schorsing feeder, *Acanthogorgia vegae*, in een circulatiesysteem onder laboratorium omstandigheden. *Zool Stud* 41: 355-365

Mass T, Genin A, Shavit U, Grinstein M, Tchernov D (2010) Flow verbeterd de fotosynthese in mariene bentische autotrofs door het verhogen van de uitstroom van zuurstof uit het organisme naar het water. *Proc Natl Acad Sci USA* 107: 2527-2531

Osinga R, M Schutter, Griffioen B, Wijffels RH, Verreth JAJ, Shafir S, Henard S, M Taruffi, Gili C, Lavorano S (2011a) De biologie en economie van de groei van de koralen. *Mar Biotechnol.* 13: 658-671

Rowan R, N Knowlton, Baker A, Jara J (1997) Landschap ecologie van algen symbionten creëert variatie in afleveringen van koraalverbleking. *Nature* 388: 265-269

Schutter M, Crocker J, Pajmans A, Janse M, Osinga R, Verreth AJ, Wijffels RH (2010) Het effect van verschillende stroom regimes op de groei en de stofwisseling van de madreporaria koraal *Galaxea fascicularis*. *Koraalriffen* 29: 737-748

Schutter M, Kranenborg S, Wijffels RH, Verreth JAJ, Osinga R (2011) Wijziging van het licht gebruik voor de groei van het skelet door het waterstroming in de madreporaria koraal *Galaxea fascicularis*. *Mar Biol* 158: 769-777

Sebens KP, Grace SP, Helmuth B, Maney Jr EJ, Miles JS (1998) Water flow and prey capture by three scleractinian corals, *Madracis mirabilis*, *Montastrea cavernosa* and *Porites porites*, in a field enclosure. *Mar Biol* 131: 347-360

Sebens KP, Witting J, Helmuth B (1997) Effects of water flow and branch spacing on particle capture by the reef coral *Madracis mirabilis* (Duchassaing and Michelotti). *J Exp Mar Biol Ecol* 211:1-28

Wijgerde T, Spijkers P, Karrupannan E, Verreth JAJ, Osinga R (2012) Water flow affects zooplankton feeding by the scleractinian coral *Galaxea fascicularis* on a polyp and colony level. *J Mar Biol* vol. 2012, Article ID 854849, 7 pages, doi:10.1155/2012/854849

