

Het koraalrif in jouw aquarium

Het ontstaan en de ontwikkeling van neteldieren

Door: Henk de Bie

REEFSECRETS

11

Hoofdstuk 1



Foto: <http://nl.wikipedia.org/wiki/Neteldieren#mediaviewer Bestand: Steenkoraal.JPG>

Even een stukje geschiedenis over de ontwikkeling en biologie van de neteldieren.

Er wordt al geruime tijd - en dan praat ik over een periode van ongeveer 25 jaar - een veelvoud van neteldieren in de aquariumhandel aangeboden. Als je vandaag de dag bekijkt dan zijn de ontwikkelingen en de aquariumtechnieken dusdanig verbeterd dat we

niet alleen de ongewervelden lang in leven kunnen houden, maar hen een leefmilieu kunnen aanbieden waarin zij goed kunnen gedijen en kunnen groeien. Wij hebben zoveel kennis vergaard en we zijn zelf ook daarin qua kennis gegroeid, om de neteldieren in het aquarium in alle opzichten te observeren en te bestuderen.

Vele neteldiersoorten groeien in het aquarium zeer snel en kunnen zich ongeslachtelijk vermeerderen. In onze huidige koraalrif aquariums groeien en gedijen zowaar de steenkoralen, die vroeger tot zeer moeilijke aquariumdieren geteld moesten worden, en vaak als "niet houdbaar" aangekend werden. Tegenwoordig wordt er steeds meer kennis en ervaringen aan de aquariaan aangeboden wat de



goede gezondheid, groei en vermeerdering van de neteldieren betreft. Het voldoet niet alleen om enkele soorten, groepen en wetenschappelijke namen te kennen. Enige fundamentele kennis wat de biologie, anatomie, ecologie, voedingsopname en familieverbanden betreft is ook belangrijk. We zouden een zodanige kennis moeten hebben dat we optredende problemen kunnen oplossen en het koraalrif aquarium daarmee kunnen verbeteren. Het onderzoek over de biologie van het koraalrif is tegenwoordig erg intensief. Jaarlijks worden ettelijke wetenschappelijke en populair-wetenschappelijke werkstukken uitgegeven, die voor de aquarianen van grote betekenis zijn. Wij hebben deze complexe literatuur in meerdere hoofdstukken verdeeld, en hopen daarom ook dat door het nuttige gebruik van deze literatuur de aquariaan waardevolle kennis kan opdoen. We hebben in elk hoofdstuk een literatuurverwijzing toegevoegd zodat je daar uitbundig gebruik van kunt maken.

Evolutie van de neteldieren

In de biologie is een stam (formeel aangeduid met de Latijnse term *phylum*, in Nederlandse spelling ook wel fylum), een rang in een taxonomische hiërarchie, of een taxon in die rang. Eencellige dieren uit de stam van de Protozoa zijn zeer talrijk en, ofschoon

ze vast overal op de aarde voorkomen, zijn ze naar verhouding onvoldoende onderzocht. De meeste van hen zijn parasieten, en in de aquaristiek zijn ze veelal als veroorzaker van vele visziekten bekend. Zoals hun populaire naam al zegt, bestaan zij alleen maar uit één cel. Zij zijn dientengevolge erg klein, en vertonen een leefgemeenschap, die alleen maar onder een goede microscoop waargenomen kan worden. Sponzen uit de stam *Porifera* behoren tot de eenvoudigste meercellige organismen die wij kennen. Zij bezitten géén organen, noch mond, tentakel, en maag. Zij functioneren erg eenvoudig als een afzonderlijke verzameling, maar het zijn wel samenwerkende cellen. Deze sponzen vertonen een ontwikkeling tussen eencellige en meercellige dieren. Dat laat zich aan de fossiele vondsten uit de laatste periode van de *Prakambriums*, (dat is tot circa 700 miljoen jaar terug), zien. In deze tijd vestigden zij zich in een ecologische holte, waarin zij tegenwoordig ook nog in voorkomen zonder zich wezenlijk veranderd te hebben. Wij herkennen in hen de eerste stappen van een verdere ontwikkeling namelijk het samenwerken van cellen. Dit werd vooral door het ongelooflijke reorganisatievermogen van de sponscellen, na een deling duidelijk. Over de 500 sponsvariëteiten zijn er meer dan 90 soorten beschreven. Een soort namelijk, de soort *Cambrocyathus*, toont zo vele gemeenschappelijkheden, zowel met sponzen als met koralen, dat vele wetenschappers van mening zijn, dat ze hier de stamvorm van beide groepen voor zich hebben. (RHODES, 1976).



Fotobijlschrift: *Redlichia chinensis*, een fossiele trilobiet uit het Cambrium van Zuid-China. Het fossiel is ongeveer 7,5 cm lang. Locatie: Yung Shan, Hunan.



De best onderlegde theorie zegt, dat niet de sponzen de stamvader van de neteldieren zijn. Deze gaat er veel meer vanuit dat de eerste neteldieren vrij zwemmende kwallen waren. Deze kwallen ontwikkelden zich van uit eencellige, met flinterdunne haren bezette larven, (Pianula larven), die in het oermeer van het Cambrium, zwemmend voorkwamen. Het geologisch tijdvak Cambrium ($541 \pm 1.0 - 485,4 \pm 1,9$ miljoen jaar geleden) is het onderste systeem of de vroegste periode van het era Paleozoïcum. Het volgt op de periode Ediacarium en wordt gevolgd door het Ordovicium. Het Cambrium is het oudste systeem waarin op grote schaal grote, goed herkenbare meer-cellige fossielen worden gevonden. Voor het Cambrium komen slechts sponzen en medusae voor. In het begin van het Cambrium verschijnt ongeveer de helft van alle bekende levende groepen (biologische stammen of phyla), vaak zonder dat directe voorouders gevonden zijn. Deze plotselinge radiatie van soorten wordt de

Cambrische explosie genoemd. Skeletloze dieren, gelijk als kwallen, kunnen alleen dan tot fossielen ontstaan, als zij kort na hun dood in de modderbodem geconserveerd worden. Zij zijn daarom ook zelden of alleen heel moeilijk te vinden, maar toch zijn er enige fossiele vondsten gedaan. Kwallen waren over het algemeen de eerste gevonden fossiele neteldieren. Deze werd door de paleontoloog Charles Doolittle Walcott, 1850-1927, aan de Burchtpas in de Rocky Mountains, USA, in het jaar 1909 in een klei splinterlaag uit het Cambrium, van ongeveer 570-500 miljoen jaar oud, gevonden. Dit gebied was voor 500 miljoen jaar geleden een zeebodem van de Oerzee. Tegenwoordig ligt het 2000 meter boven de zeespiegel. Kun je nagaan wat de veranderingen van het milieu wel niet doen. In dezelfde klei splinterlaag werden een hoop andere fossielen ontdekt. Zij zorgen voor een goed overzicht over de fauna van de Oerzee. Jammer genoeg is er tot zover geen andere plaats op de aarde waar zulke interessante vondsten zijn gedaan. Gelijktijdig met de eerste neteldieren leefden sponzen, armpotige wormen en stekelhuidige Brachiopoden. (Brachiopoden, zijn een stam van het dierenrijk. Het zijn zeedieren die voedsel filteren met behulp van een gevorkte lofofoor (tentakelkrans), en die na het larvale stadium beschermd worden door twee harde, scharnierende schelphelften (of kleppen) op de buik en de rug. Brachiopoden zijn meestal verankerd aan de ondergrond met een steel die dicht bij het scharnier door een gat in de buikklep steekt. De wetenschappelijke naam van de groep, Brachiopoda is een samentrekking van het Latijnse brachium (arm) en het Griekse πούς (voet). Zij behoren tot de oermondigen of ook wel Protostomia (een onderdeel van de Bilateria, tweezijdig symmetrische dieren). Zij allen zijn allang uitgestorven, maar zij zijn toch de voorlopers van de tegenwoordige wervellozen. Waarschijnlijk lieten de vrij zwemmende neteldieren, zich een voor een op de zeebodem neer. Dit gaf hen de mogelijkheid nieuwe voedselbronnen te ontdekken. Aansluitend ontwikkelde zich de ongeslachtelijke knopsprong en daarmee ontstonden de eerste vastzittende (sessiele) koraaldieren. Wij weten, vanwege de weinig gevonden

fossielen, over de neteldieren uit het Cambrium, erg weinig. In het Ordovicium (voor 510-439 miljoen jaar), was de koraalfauna nog echt weinig ontwikkeld. Er leefden toentertijd gemeenschappen uit kalkalgen, sponzen, kalkhoudende mosdiertjes en primitieve koralen van de ordegroep Rugosa (Tetracoralla), die waarschijnlijk de voorlopers van de huidige skeletgevormde koralen zijn. De Rugosa zijn een uitgestorven orde



van koralen, die vooral voorkwamen van het midden van het Ordovicium tot het late Perm.

Solitaire Rugosa, zoals Caninia, Lophophyllidium, Neozaphrentis en Streptelasma, worden ook wel hoornkristallen genoemd vanwege hun unieke hoornvormige kamer met een gedraaide zijkant. Sommige van deze rugosans konden een lengte bereiken van bijna een meter. Andere rugosans vormden vaak (zoals Lithostrotion).

Rugosa-koralen hebben een skelet gemaakt van calciet, dat in de loop der jaren is gefossiliseerd. Net als moderne koralen, waren rugosa-koralen benthisch, en leefden op de zeebodem in rifvormige constructies. Hoewel er geen direct bewijs voor is, zijn er theorieën die ervan uitgaan dat deze koralen netelcellen bezaten om prooien mee te vangen. Ze hadden tevens tentakels voor dit doel. Hun prooien waren echter klein, waardoor de koralen worden ingedeeld bij de microcarnivoren.

De Rugosa vormen een van de be-

kendste groepen koralen vanwege hun fossielen. Deze fossielen zijn bijna altijd ontstaan doordat het skelet van het dier na diens dood in het zand van de zeebodem is gezonken, en daar gevuld met klei en andere anorganische deeltjes. Hoornkoralen zijn zeer veel voorkomende fossielen in sommige gebieden, zoals de buitenste Bluegrassregio van Kentucky.

Zoals gezegd, zij stierven voor 200 miljoen jaren uit. In tegenstelling tot de meerderheid van de huidige koralen bezaten die *Rugosa* geen symbiotische algen. Voor 225 miljoen jaren verdween de onderklasse Tabulata, deze plaatvormig groeiende koralen bevatte poliepen die in buizen leefden. In het Siluur, ongeveer 439-408 miljoen jaren terug, volgde een ware ontwikkelingsexplosie van de skeletvormende koralen. In het latere Devoon, ongeveer 408-362 miljoen jaren terug, ontwikkelden het koraalrif zich in een omvang, dat in de geschiedenis van het koraalrif eenmaal is voorgekomen.

Aan het einde van het Devoon, hield echter de ontwikkeling van het koraalrif op. De oorzaak hiervoor kennen we niet. Feit is echter wel, dat de ontwikkeling van het koraalrif tot ongeveer 120 miljoen jaar onderbroken is geweest, dit wil zeggen van voor het einde van het Devoon tot en met het begin van het Trias, zo'n 245 miljoen jaren terug.

Het Trias is een periode in de geologie (en een systeem in de stratigrafie), die duurde van ongeveer 252,2 tot 201,3 miljoen jaar geleden. Het is de vroegste periode van het era Mesozoïcum en volgt op het Perm, de laatste periode van het Paleozoïcum. Op het Trias volgt het Jura, de tweede periode van het Mesozoïcum. Het Trias van Noordwest-Europa bestaat uit drie duidelijk te onderscheiden eenheden van gesteentelagen: Kleurrijke zandsteen, kalk van mosselschelpen en Keuper. De naam Trias betekent dan ook letterlijk driedelig.

In het Trias lagen bijna alle continenten verenigd in het supercontinent Pangea, aan het einde van het Trias begon dit echter op te breken. Het klimaat was wereldwijd droog en warm en het zeeniveau nog relatief laag. Aan zowel het begin als het einde van het Trias

vond een belangrijke massa-extinctie plaats. Gedurende het Trias ontstonden veel nieuwe soorten, waaronder de eerste dinosauriërs en gevleugelde pterosauriërs, soorten koralen en vroege zoogdieren. Bij de planten verschenen de eerste zaadplanten in het Trias.

Kalkhoudende organismen kunnen gemakkelijk tot fossielen overgaan. Meer dan 500 soorten fossielen "steenkoralen" zijn beschreven. Deze fossielen zijn zo goed bewaard gebleven, dat men de details van het skeletstructuur goed bestuderen kon.

Men neemt aan, dat de koralen van deze tijd - en ook die van de tegenwoordige tijd - warmteminnende dieren waren, die in 18-20°C warm water leven konden.

De verspreiding van de fossiele koraalriffen was verreweg groter dan die van tegenwoordig. Dat werd als aanwijzing gezien van het klimaat van de aardhistorische tijden. Tegenwoordig zijn de koralen terug aan het keren. In totaal kennen wij ongeveer 7000 soorten, waarvan meer dan 5000 uitgestorven zijn. Klimaat veranderingen en het ontstaan van nieuwe soorten, respectievelijk het verdwijnen van het voorhanden zijnde Barrièrerif, was waarschijnlijk de hoofdoorzaak waardoor de vele koralen in het Miozan, voor 23 miljoen jaar terug, uitgestorven zijn. De tegenwoordige koralen zijn, gezien de geschiedenis van de aarde, tamelijk jong. De soort *Favia* ontstond in de Jura, voor ongeveer 150 miljoen jaren terug. Zij zijn in de tegenwoordige koraalriffen met vele vitale nakomelingen vertegenwoordigd. De soorten *Acropora*, *Fungia*, *Galaxea*, *Pocillopora* en *Seriatopora* ontstonden eerst in het Tertiair, voor ongeveer 65-23 miljoen jaren terug. (Het Tertiair is een geologisch tijdperk dat volgt op het Krijt en wordt opgevolgd door het Kwartair. Het Tertiair duurde van 66,0 tot 2,58 miljoen jaar geleden). De variëteit die het beste onderzocht kon worden, de steenkoraalfamilie *Acroporidae*, is zowaar niet ouder dan 1,8 miljoen jaar.

In de wetenschap wordt tegenwoordig de mening verdedigd, dat er twee ontwikkelingscentra voor koralen zijn; een in de Atlantische oceaan (Caribische) en een in de Indo-Pacific, met een

concentratie in de Indo-Australische regio (Indonesië tot aan de Filipijnen). De Atlantische koralen zijn met meer dan 100 miljoen jaren, volgens de ontwikkelingsgeschiedenis, de oudste. De Indo-Pacific soorten met zo'n 45-40 miljoen jaren, de jongste. Dan nog is het variëteiten aantal in de Indo-Pacific hoger. Dit duidt er op dat de evolutie van de Indo-Pacific soorten verreweg sneller verlopen is dan de Atlantische (Achtuv & Dubinsky, 1990). In dit verband stelt men de vraag; "Waarom kunnen neteldieren, in het bijzonder de steenkoralen, tegenwoordig in tamelijk ondiepe tropische zeegebieden, zo goed bestaan, en waarom komen zij daar zo talrijk voor? Wij willen in het vervolg proberen, met zeker wetenschappelijke onderzoeken, hierop in te gaan. En wie zich verder wil informeren, zijn de onderzoeken van Rosen (1981) aanbevolen.

Anatomie en fysiologie van de neteldieren

De laatste 600 miljoen jaren hebben de neteldieren geen echt fysiologische ontwikkeling doorgemaakt. Zij zijn nog steeds primitieve dieren met twee cellagen (epitheel) en bezitten geen gespecialiseerde innerlijke organen. Hun bekwaamheid is, netelig uit hun netelcellen af te geven, dit had tot de naam van deze dieren groep geleid. De meeste van de tegenwoordig levende organismen bezitten een symmetrieas, dit wil zeggen het linkergedeelte van het lichaam is een spiegel gelijk met de rechterhelft. Men zegt ook, zij zijn bilateraal-symmetrisch. Deze neteldieren tonen een afwijkende lichaamsbouw. Zij zijn radiaalsymmetrisch en bezitten vele symmetrieassen, zoals de radius van een cirkel. Zulke lichaamssymmetrie vindt men niet alleen bij de neteldieren (*Phylum Cnidaria*) maar ook bij de ribbenkwallen (*Phylum Ctenophora*) en bij de stekelhuidige (*Phylum Echinodermata*).

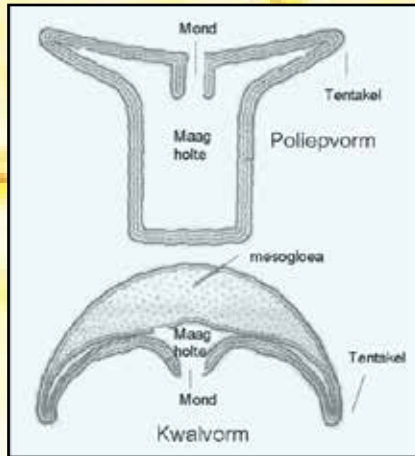
Onder de neteldieren zijn er twee hoofdvormen; vastzittende poliepen, en vrijzwemmende Medusae. Voorbeeld van neteldieren die alleen een poliepenvorm vormen, zijn anemonen, leder- en steenkoralen. Bij de kwallen overheerst de medusavorm. Poliepenvormen zijn bij hen heel erg klein en haast niet zichtbaar. Bij vele

Hydroiden wisselen beide levensvormen elkaar af.

Lichaamsopbouw van de neteldieren.

In het algemeen bezitten de neteldieren, zoals hierboven reeds besproken, twee cellagen; buitenzijde de opperhuid (Ectoderm), en de binnenzijde de binnenhuid (Endotherm, ook wel Gastrodermis genaamd). Tussen het Ectoderm en het Endotherm ligt een schacht met stromende cellen. (Mesogloea). Deze Mesogloea bestaat uit een zeer bijzondere celsubstantie en kan beweeglijke (Amoëboïde beweging, bewegingstype dat optreedt bij vormloze dieren (amoëben), slijmzwammen, witte bloedcellen en vele cellen uit verschillende weefsels. Het is een voortbeweging, soms zeer traag en daarom moeilijk zichtbaar, die ontstaat doordat een deel van de cel uitvloeit tot een schijnvoetje (pseudopodie)) cellen bevatten, die een stoffentransport van binnen de kolonie mogelijk maakt. Deze functie van het Mesogloea is bij sommige groepen verschillend. Zij kunnen waarschijnlijk zowel tegenkracht (Antagonist) van de spieren in het Endotherm en Ectoderm dienen, maar ook als vloeielement, en bij enige groepen ook wel als voedselopslag. Bij erg waterhoudende neteldieren, bijvoorbeeld kwallen, maakt de mesogloea meer dan 90% van het weefsel uit, terwijl dit bij enkele Hydroiden maar een paar procent van de lichaamssubstantie kan zijn. Voor uitgebreidere literatuur bevelen wij de werken van Chapman (1966) aan. Terwijl het Ectoderm bij de neteldieren de balans tot de buitenwereld vormt, grenst het Endotherm, inwendige van het lichaam, aan een holle ruimte, die meestal Gastral-ruimte genoemd wordt. Deze relatie is iets wat misverstaan oproept, daar het zich fysiologisch niet om een maag in die zin handelt. Het is veel meer een met water gevulde holle ruimte, die de voedingsdeeltjes bewaart en deze door enzymen afgebroken ofwel gesorbeerd worden. De holle ruimte wordt door mesenterien of septen onderverdeeld.

Dat zijn structuren die op de scheidingswanden lijken. Plaats, soort en aantal van de mesenterien kunnen bij vele neteldieren een systematisch



kenmerk zijn. Een als mondopening of als keelgatpijp gelijkende opening, voert direct in de Gastral-ruimte. De mondopening is dikwijls van tentakels omgeven. Bij de poliepen spelen de omringende tentakels bij het vangen van prooidieren een belangrijke rol. Zij zijn van soort tot soort verschillend. Algemeen kan men zeggen dat bij

de ahermatypische (niet rifvormende) koralen de tentakels groter en effectiever zijn dan bij de hermatypische (rifvormende) koralen. Soorten, waarbij de tentakels alleen voor de voedselopname dienen, zoals bij de anemonen. Deze soorten met wimpers tussen de tentakels, die echter alleen maar de oppervlakte reinigen, rekent men tot de primitiefste ontwikkelingsfase van de neteldieren. In het meest voorkomende geval vinden wij deze bij de ahermatypische soorten. Het voedingstransport, onverschillig of het zich om microscopisch kleine of wat grotere deeltjes handelt, vind plaats door miljoenen kleine wimpertjes, die het voedsel in de juiste richting waaieren. Deze bewegingen worden door het koralendier gestuurd, wat betekent, dat door een passende verandering van de bewegingsrichting, het dier het voedsel kan selecteren. Bij sommige neteldieren, in het bijzonder bij steenkoralen en vooral de familie Faviidae,



Radianthus ritteri

worden verlengde tentakels (gevechtstentakels) ingezet. Zij hebben de opgave, het neteldier voor vijanden te beschermen. Zij zijn daarmee een belangrijk element om de strijd voor levensruimte van het rif. In het aquarium kunnen zij met betrekking op de bezettingsdichtheid een begrenzend factor zijn.

De tekening links toont de principiële opbouw van neteldieren. De tekening er onder geeft een indruk van de celstructuur door middel van een lengte doorsnede van het weefsel van een neteldier.

De neteldieren (Cnidaria) vormen een stam van het dierenrijk. De stam omvat de schijfkwallen, de kubuskwallen, de hydroïdpoliepen en de bloemdiere. Neteldieren leven allemaal in het water, de meeste leven in zee, maar er zijn ook groepen die in zoet water leven. Vaak wordt in plaats van neteldier het woord holtedier (Coelenterata) gebruikt om deze stam der dieren aan te geven. Dit wordt echter ontraden, omdat de benaming holtedieren niet alleen voor de neteldieren wordt gebruikt, maar ook voor de ribkwallen en vroeger ook voor sponsdieren. Neteldieren komen al lang op aarde voor, maar aangezien ze voor een groot gedeelte geen skelet maken, zijn de fossiele bewijzen van hun bestaan slechts beperkt tot de steenkoralen en enkele bij toeval goed bewaarde afdrukken van kwallen en kwalachtigen. Het vroegst bekende, complexe meercellige leven op Aarde, de zogenaamde Ediacara-fauna, dat dateert van 542-630 miljoen jaar geleden, bevat al duidelijke fossielen van neteldieren.

Opbouw en functie van de buitenhuid (Ectoderm)

Het Ectoderm bestaat hoofdzakelijk uit spiercellen, die het dier de mogelijkheid geven zich in te krimpen ofwel uit te rekken. Daar het watergehalte van het neteldier erg groot is, zijn zulke bewegingen voor de water uitwisseling en dus ook voor de gasuitwisseling belangrijk. De spiercellen zijn binnen aan de Mesenterieën bevestigd. Tussen de spiercellen bevinden zich de netelcellen (Cnidozyten), zie ook de tekening op vorige pagina, die bijzonder talrijk aan de tentakels zitten. Er zijn vele verschillende typen van netelcellen. Het netelceltype kan bij enige

groepen, bijvoorbeeld bij de schijfanelen van de orde Corallimorpharia, een belangrijk systematisch kenmerk zijn. De bestemmingssleutel, van Werner (1965) en Marisal (1971), bevatten verschillende merktekens van de netelcellen. In het rif is het gif van de Cnidozyten het belangrijkste verdedigingswapen tegenover andere neteldieren. Koralen strijden om hun levensruimte, door dat ze proberen om indringers met hun netelgif at te laten sterven. Wanneer wij in ons aquarium verschillende koralen te dicht tegen elkaar plaatsen, dan vindt hier dezelfde strijd plaats. Alle neteldieren stoten bij aanraking netelgif uit (zie tekening boven). De sterkte van het netelgif is van soort tot soort verschillend. Het gif heeft dezelfde structuur als eiwit (Mebs 1992), en heeft hoofdzakelijk twee verschillende werkingsprincipes. Het kan enerzijds de functie van de celmembranen opheffen, en ze kan chemische verbindingen poreus maken. Deze techniek heft de osmotische druk van de cel op, en verandert de binnenstroom in beide richtingen, dus het kan de cel in maar ook naar buiten stromen. Anderzijds kan het gif ook als zenuwgif werken, en zo verlammingen veroorzaken. Zulk soort zenuwgif werd vaak bij anemonen van de orde Actinaria aangetroffen. Ofschoon dat het netelgif op plankton en andere nietige dieren verdovend werkt, is het voor de mensen haast niet merkbaar. Wij zullen ons, bijvoorbeeld aan een lederkoraal niet "verbranden". Maar er bestaan ook enige uitgesproken sterk netelende soorten, die bij ons mensen heftige huidirritaties en huidaanroeningen kunnen opwekken. Hiertoe behoren bijvoorbeeld de Hydroïden van het geslacht Millepora en Lytocarpus soorten.

De Portugese Galei, *Physalia physalis*, en *P. utricularia* bestaan uit volgelopen Hydroïdpoliepen met ongewoon sterk netelgif, dat bij contact tot hevige pijnen en zeer ernstige vergiftigingen kunnen leiden. Ook enige steenkoralen kunnen verbrandingen veroorzaken. Dit geldt in het bijzonder voor de Euphyllia-soorten. Het sterkste netelgif bezitten enige "kubus"wallen van het geslacht *Cubozoa*, namelijk de Zeewesp *Chinorex fleckeri*, en de naaste verwant *Chiro-salmus quadrigatus*. Beide horen in de Australische wateren thuis, en kunnen

zware huidverbrandingen veroorzaken, en in het ergste geval de dood (zie hoofdstuk 5 en Anon 1985).

Buiten spiercellen en het Cnidozyten bevat het Ectoderm ook interstitiële cellen. Uit deze celgroep ontstaat in de paartijd andere celtypen, bijvoorbeeld ei- en zaadcellen. Bovendien heeft het Ectoderm nog zintuigcellen (receptor cellen), enkele zenuwcellen en slijmcellen. De laatste zijn voor deze dieren erg belangrijk voor het reinigen van hun lichaamsoppervlakte. Bij sommige groepen zijn de slijmcellen in grote getale aanwezig. Dit kunnen wij vooral bij de lederkoralen van de orde Alcyonacea in het aquarium waarnemen. Zij trekken zich met bepaalde afstanden samen, waarbij met een slijmlaag de kolonie afgezonderd wordt. Met dit slijm worden door de koralen geproduceerde organische stoffen en verontreinigingen, die zich op hun oppervlak afgezet hebben, afgestoten.

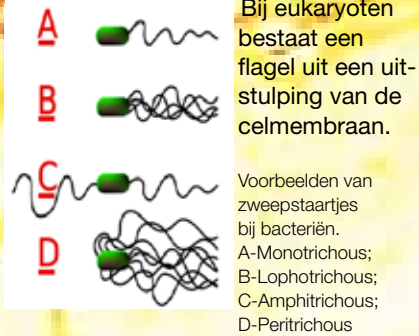
Opbouw en functie van de binnenhuid (Endotherm)

Het Endotherm lijkt op dat van het Ectoderm, echter de spiercellen van het Endotherm dienen op de eerste plaats voor de voedselopname. Zij worden daarom ook wel voedselspieren genoemd. Deze voedselspieren bezitten flagellen, die de voedseldeeltjes vangen, en voedselvakuolen, waardoor de hele kleine deeltjes opgeslagen kunnen worden. Tussen de voedselcellen bevinden zich kliercellen, die enzymen voor de afbraak van het voedsel afgeven. Daarnaast bevat het Endotherm van de meeste tropische neteldieren, miljoenen zooxanthellen, hierop komen we later nog terug.

Een zweepstaartje, zweephaar, flagel of flagellum is een organel dat dient voor de voortbeweging van een eencellig organisme of een voortplantingscel (bijvoorbeeld zaadcel). Door deze beweging kan de cel zich afzetten tegen de omgeving en zich zo verplaatsen.

Hoewel de flagellen van prokaryoten en eukaryoten gelijkenissen vertonen, zijn de opbouw en het bewegingsmechanisme compleet verschillend. Bij prokaryoten is een flagel een apart, uit eiwitten opgebouwd organel, dat bij de inbedding in het celmembran door

een soort wiel wordt aangedreven. Door deze propellerachtige voortstuwing bewegen prokaryote cellen in een richting parallel aan de as van de flagel. Beweging door middel van flagellen vindt meestal plaats in water.



Het centrum bestaat uit een axoneem, een cilinder van 9 paren microtubuli met nog 2 microtubuli in de kern. De basis van die koker wordt gevormd door het basale lichaampje. Dit is opgebouwd uit een cilinder van negen tripletten microtubuli, analoog aan een centriole. Het motoreiwit dyneïne beweegt de microtubuliparen van het axoneem ten opzichte van elkaar. Omdat ze onderling verbonden zijn met slinkingeiwitten (en dus niet ten opzichte van elkaar kunnen schuiven) buigt de flagel. Hierdoor ontstaat een slagbeweging die de cel in een richting loodrecht op de as van de flagel doet voortbewegen.

De bioloog Lynn Margulis heeft voorgesteld dat bij eukaryote organismen de flagellen en cilia van symbiotische spirocheten zijn afgeleid. Deze hypothese dat eukaryote cellen flagellen en cilia in de loop van de evolutie hebben verkregen door endosymbiose wordt niet algemeen aanvaard.

Ander anatomische en fysiologische kenmerken

Neteldieren bezitten geen speciale organen voor gasuitstoot. De opname van zuurstof en de afgifte van kooldioxide gevolgd door diffusie, gaan over de celmembranen. Daarom zijn deze dieren op enige waterstroming als ook op enige waterbeweging aangewezen, zodat in de alleenstaande poliepen het water er in, maar ook weer eruit kan stromen. Tegenover de mondopening bezitten enige groepen een voet, waarmee deze dieren zich op een vaste ondergrond kunnen vestigen.

Opvallend is de voet bij de anemonen. Zij en enige andere neteldieren, zoals

de steenkoraal *Heliofungia actiniformis*, zetten op een gegeven moment alleen een poliep of een individu uit. Het merendeel van de tropische neteldieren leven in grote kolonies, die uit vele poliepen of individuen bestaan. Een typisch voorbeeld van zo'n kolonie is de lederkoraal *Sacrophyton trocheliophorum*. Deze poliepen zijn door een weefsel, het Coenenchym, met elkaar verbonden, en het voedsel wordt onder de afzonderlijke poliepen opgedeeld. Elk sessiele dier heeft een systeem nodig, om zich overeind te kunnen houden. Deze lederkoralen bezitten verstijvingen, in de vorm van kalknaalden (skleriten, spicula). Deze steunen de kolonie en maakt het mogelijk dat de dieren zich rechtop kunnen richten. Maar de dieren kunnen zich ook inkrimpen en het water uit de kolonie persen.

Bij gorgonen, ook wel "Hoornkoralen" genoemd, is deze ontwikkeling nog een stap verder gegaan. Bij hen bestaat het vertakte skelet uit Gorgonin. Het daardoor relatief stijve skelet kan niet meer ineenzakken. Toch is het zeer elastisch, waardoor deze gorgonen aan een leven in een sterke stroming goed heeft aangepast.

Bij de steenkoralen van de orde *Scleractina* is de skeletbouw het meest ontwikkeld. Zij zijn ware bouwkunstenaars. De kleine poliepen binden mineralen uit het zeewater en bouwen daaruit een kalkskelet, in de kristalvorm Aragonit. Deze kalkskeletten kunnen vele verschillende, als ook zachte vormen hebben. Dat is van enige factoren afhankelijk, bijvoorbeeld van de stroming en de belichtingssterkte.

Voedingsopname en stofwisseling van de neteldieren

Dit in alle levende organisme aflopende proces, van de voedingsopname tot aan de uitscheiding van de afvalstoffen, noemt men stofwisseling (Metabolietmus). Groene planten nemen hierbij een bijzondere plaats in. Zij kunnen de lichtenergie tot fotosynthese omzetten. Bij de fotosynthese wordt lichtenergie omgezet en als stijfsel of cellulose bewaard. Alle organismen, ook groene planten, moeten energie winnen door het verbranden van voedingsstoffen. Gedurende de aflopende verbranding (d.m.v. ademhaling), in het innerlijke van de cellen,

reageren de voedingsstoffen op het levensbelangrijke element zuurstof. Daarbij wordt energie vrijgemaakt en gelijktijdig water alsmede ook kooldioxide aan de omgeving afgegeven. Het grootste aandeel van de gewonnen energie wordt door het organisme voor zijn levensfuncties gebruikt, de rest gaat aan de omgeving verloren. Wij moeten natuurlijk ook in het koralenrifaquarium deze milieuvwaarden zo inrichten, dat de in het aquarium gehouden organismen het opgenomen voedsel kunnen verbranden, als ook verteren kunnen. Om neteldieren, die aan een leven in warme zeeën bij gelijktijdig sterke lichtstraling gewend zijn, ook in het koralenrifaquarium optimale levensomstandigheden te kunnen bieden, moeten wij een basis kennis over hun voedingsopname en hun stofwisseling hebben. Alleen dan is het mogelijk, bij onregelmatigheden of bij abnormaal verval de juiste maatregelen te kunnen nemen. Wij moeten daarom dit thema uitvoerig behandelen. Koraalriffen behoren nu eenmaal tot de meest complexe en productiefste ecosystemen.

Een ecosysteem of oecosysteem wordt gevormd door de wisselwerkingen tussen alle organismen en de abiotische omgeving binnen een zekere geografische of anderszins afgebakende eenheid. De term ecosysteem werd in 1935 door de Engelse botanicus Arthur Tansley geïntroduceerd en verder ontwikkeld door de Amerikaanse ecoloog Eugene Odum. Voorbeelden van ecosystemen zijn een bos, maar ook de hele aarde. Sommigen beschouwen zelfs een potplant als ecosysteem. Onderdeel van een ecosysteem zijn afzonderlijke planten, dieren en micro-organismen en de complexen die zij vormen, bijvoorbeeld in de vorm van levensgemeenschappen en populaties. Vaak ziet men ecosystemen als dynamische en functionele eenheden.

Ecosystemen worden bestudeerd in de ecologie, de leer (logos) van de huishouding (oikos) van de natuur. Binnen de ecosysteembenadering gaan ecologen ervan uit dat de natuur uit min of meer samenhangende systemen bestaat. Harde grenzen tussen ecosystemen zijn meestal moeilijk te



Primaire productie (ecologie)

Primaire productie is de aanmaak van organische verbindingen door organismen middels fotosynthese of chemosynthese

In een ecosysteem zijn de autotrofe organismen de producenten. Planten, algen en sommige bacteriën gebruiken via fotosynthese een fractie van de zonne-energie om ADP om te zetten in adenosinetrifosfaat (ATP), een vorm van chemische energie, die in de cel gebruikt kan worden voor de productie van suikers, aminozuren en eiwitten.

Sommige bacteriën maken met behulp van chemosynthese gebruik van energie uit gereduceerde anorganische verbindingen om ADP om te zetten in ATP. Dit is de bruto primaire productie (BPP). Een gedeelte daarvan wordt door de autotrofe zelf opnieuw verbruikt voor hun eigen stofwisseling. Wat overblijft stapelt het organisme op in de vorm van biomassa, wat zich uit in groei. Deze toename in biomassa is de netto primaire productie (NPP). Alle biomassa bij de consumenten en de reducers komt rechtstreeks (consumenten eerste orde) of via een omweg (consumenten hogere orde) van deze NPP.

De netto primaire productie van een ecosysteem kan dus vastgesteld worden door de toename van de totale biomassa van autotrofe in dat ecosysteem te meten.

De bruto primaire productie (BPP), kan in extreme gevallen tot zo'n 15 gr/m² per dag bedragen, een doorsnee rif-plateau-vlak bedraagt 8 gr/m² per dag. De netto primair productie (NPP) van het totale koralen rif op de wereld, is 4 gr/m² per dag (zie Erez, 1990; Kinsey, 1983; Stepanov, 1994).

In totaal bedekken de riffen ongeveer 15% van de continentale platen, zij binden jaarlijks ongeveer de helft van het calcium, wat met eb en vloed van de zee, aangevoerd wordt (Smidt, 1978), dat houdt meer dan 900 miljoen tonnen calciumcarbonaat in!

Ondanks zo een hoge productiviteit en deze enorme kalkbinding is het water van het koraalrif voedingsstofarm. Om deze duidelijke tegenstellingen nader te verklaren, is het metabolisme van het koraalrif tegenwoordig een intensief onderwerp van onderzoek.

trekken omdat er allerlei relaties tussen dergelijke systemen bestaan. Zijn de Veluwe en de Waddenzee een ecosysteem, of juist onderdelen daarvan zoals een beukenbos en een zandplaat of juist overkoepelende eenheden zoals de oostelijke zandgronden en de oceaan?

Ecosystemen zijn op te delen in twee elkaar beïnvloedende componenten:

- de levensgemeenschap (het leven- de of biotische deel)
- de biotoop (het fysico-chemische of abiotische deel)

Veel interacties tussen de organismen in een ecosysteem worden door wetenschappers beschreven als een voedselketen of een voedselweb. Het

abiotische deel bepaalt in grote lijnen de vorm van het biotische deel van het ecosysteem, denk hierbij bijvoorbeeld aan hoe de hoeveelheid regenval bepalend is voor het voorkomen van regenwouden en woestijnen.

Organismen hebben echter ook grote invloed op de abiotische factoren, doordat ze bijvoorbeeld de zuurgraad, de structuur van de bodem, de verdamping of de hoeveelheid lichtinval kunnen veranderen.

Het biotische deel van het ecosysteem heeft altijd drie basale componenten: de producenten, vaak planten, de consumenten, veelal dieren en de reducers, vaak schimmels en bacteriën, die dode organismen weer afbreken tot elementaire bouwstoffen.

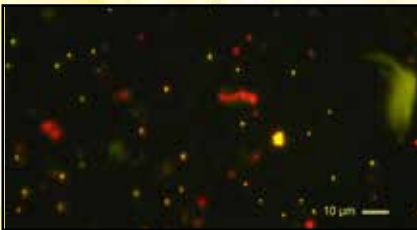
Lichtend plankton

Plankton is een verzamelnaam voor organismen die voornamelijk zwevend in het water leven, en zodoende voor hun (passieve) verplaatsing vooral afhankelijk zijn van de heersende stromingen, dit in tegenstelling tot nekton dat zichzelf actief kan verplaatsen, onafhankelijk van de stromingen.

Een aantal planktonsoorten kan zich wel actief verticaal in de waterkolom verplaatsen in een dag-en-nachtritme. Plankton is er in allerlei maten, van bacteriën en eencellige algen tot kwallen. Er is zowel eukaryoot als prokaryoot plankton. Er bestaan verschillende onderverdelingen binnen



Tomopteris een voorbeeld van zoöplankton



plankton waarvan deze de belangrijkste is:

Fytoplankton (Grieks phyton = plant) maakt gebruik van fotosynthese om energie te verkrijgen, waardoor ze behalve een belangrijke voedselbron, ook van essentieel belang zijn voor het zuurstofgehalte in het water. Fytoplankton staat aan de basis van de voedselketen in het aquatisch milieu: het zijn primaire producenten. Het wordt door veel andere dieren geconsumeerd (consument) zoals zoöplankton, vissen maar ook grote zeezoogdieren als baleinwalvissen. Zoöplankton (Grieks Zoo = dier) zijn niet-fotosynthetische protozoa en kleine diertjes of larven.

Men kan het geloven, wanneer men een volledig ontplooid kolonie met duizenden waaierende tentakels in de zee ziet, om het plankton te vangen, is dit de belangrijkste voedingsbron

van het koraal en omdat zij volledig afhankelijk van de planktonvangst is. Dit is alleen dan correct, als het zich om een ahermatypische steenkoraal, om een lederkoraal zonder zoöxanthellen, om bepaalde gorgonen van het Indo-Pacific handelt. Deze neteldieren leven hoofdzakelijk in diepere regionen van het rif, daar waar de stroming sterk is en plankton in grote getale aangevoerd wordt. Bij hermatypische steenkoralen en andere neteldieren met zoöxanthellen zijn niettemin de voedingsverhoudingen verreweg het gecompliceerdst. Neteldieren zijn principiële suspensievreters, die met behulp van de waterstroming plankton vangen, hun prooi met netelgif verlammen en dan naar de mondopening, die zich normalerwijze in het centrum van een poliep bevindt, transporteren. Een volledig ontplooid kolonie heeft in verhouding tot hun gezamenlijke oppervlakte een enorm vangbereik. Zoöxanthellen zijn kleine eencellige algsoorten die in symbiose met koralen leven.

Zoöxanthellen geven een kleureffect aan koralen, variërend van fluorescerend groen, diep blauw, oranje en bruin. Koralen kunnen hun zoöxanthellen verliezen, bijvoorbeeld door een te hoge temperatuur van het zeewater. Zoöxanthellen zijn vooral geconcentreerd in de tentakels van de poliepen van het koraal. Onder invloed van zonlicht zetten zij via het proces van fotosynthese het kooldioxide afkomstig van het koraal om in zuurstof, dat nodig is om de poliepen in leven te houden. Men neemt aan dat de koralen de zuurstof en koolhydraten die door de algen worden geproduceerd voor hun eigen stofwisseling gebruiken, en dat de algen profiteren van het door het koraal afgescheiden kooldioxide en andere afvalstoffen. Bepaalde invloeden van buitenaf, zoals opwarming van het zeewater kunnen leiden tot een afsterven van de zoöxanthellen, wat verbleking van koralen en uiteindelijk afsterven van de kolonie tot gevolg kan hebben.

In de aquaristiek komt dat al eens voor dat een koraal slecht verzorgd wordt of bij wijziging van de kwaliteit van het zeewater, bijvoorbeeld door een verhuizing of te hoge watertemperatuur. In dat geval toont het koraal alle signalen van onwelheid en kan het in slechte omstandigheden sterven. In de praktijk

zal het koraal in optimale verzorgingscondities vrij snel nieuwe zoöxanthellen aantrekken uit de omgeving en in enkele weken weer "in conditie" zijn. Neteldieren behoren daarom tot de hoog gespecialiseerde diergroepen. Dit is ook een van de oorzaken voor hun succesvol overleven gedurende de tijdperken van de geschiedenis van de aarde (Yonge, 1930a en b en 1968). Het Coenenchym tussen de poliepen van een kolonie, produceert slijm en stelt daarmee een val op voor die organismen, die te klein zijn om met de tentakels te vangen, bijvoorbeeld eencelligen en nanoplankton. De door het Coenenchym gevangen voedsel wordt eveneens door de mondopening gevoerd. Daarvoor is het oppervlak met wimpers bedekt, zodat door afwisselende bewegingen het voer naar grootte gesorteerd kan worden. Losse voederstoffen worden snel d.m.v. chemoreceptoren geregistreerd, waardoor de kolonie een reactie veroorzaakt, die wij ook in het aquarium goed kunnen zien. De geringste hoeveelheid voedsel kan er al voor zorgen dat de koralen zich openen en met het vangen van het voedsel beginnen.

Op het riffenhoofd en in de rifzone, tot zo'n 30 meter diepte, komen het merendeel van de hermatypische steenkoralen en vele andere neteldieren voor, die in samenleving met zoöxanthellen leven. Bij deze neteldieren is het erg onzeker en ook in hoge mate verschillend, hoe groot het aandeel van hun energiebehoefte is, dat door planktonvang gedekt wordt. In de hiervoor genoemde rifzone bevat het zeewater meestal niet genoeg plankton, om daarmee de energiebehoefte van de hier in een groot aantal levende neteldieren, alleen van deze voedingsbron zeker te zijn. Tegenwoordig weet men met zekerheid, dat hermatypische steenkoralen een relatief klein aandeel van hun voeding door plankton dekken. Musatin & Porter (1977) onderzochten desbetreffend 470 proeven met de steenkoraal *Montastraea cavernosa* uit de Caribik. Zij ontdekte hieruit dat bij hen maximaal 20% van de energiebehoefte door plankton, die het effectiefst in de nachtelijke uren zijn, afgedekt worden.

Het grootste deel van de gevangen plankton bestaat uit Copepoden, een



Montipora digitata

cellige larven en larven van kreeftdieren. Johannes & Tepley (1974) wezen door laboratoriumproeven uit, dat de steenkoraal *Porites lobata* zo'n 10% van hun energiebehoefte uit plankton betreft.

De planktonvang is van soort tot soort verschillend. Men kan daarom in het algemeen zeggen, dat soorten met grote poliepen en krachtige tentakels meer plankton vangen dan soorten met kleine poliepen.

Franzisket (1969) kon bewijzen, dat koralen met zoöxanthellen, die twee maanden in een aquarium zonder enige zoöplankton gehouden werden, toch nog groei vertoonden. Intussen is het duidelijk, dat het planktonvoedsel aan de koralen levensbelangrijke elementen en verbindingen, zoals fosfaat, vitamines en aminozuren, toedient (Johannes & al., 1979). Zo bestaat tegenwoordig onder de onderzoekers overeenstemming met de eindconclusie, dat de hermatypische koralen absoluut in de gelegenheid waren, uitsluitend van planktonvoedsel te leven, wanneer zij in een voldoende hoeveelheid voorhanden waren. Daar deze koralen echter in planktonarme rifzone leven, moeten zij hun energiebehoeften op een andere wijze dekken.

Wanneer wij hermatypische koralen in onze koralenrifaquarium succesvol houden willen, dan moeten wij de volgende vraag beantwoorden: "Hoe

verschaffen zich de hermatypische koralen hun energie, wanneer zij in doorsnee genomen 20% van hun behoeften door planktonvang dekken?" Het antwoord omvat tenminste vier aspecten, te weten;

- 1) Symbiose met zoöxanthellen,
- 2) Opname van in het water opgeloste organische en anorganische verbindingen,
- 3) Recycling van verbindingen,
- 4) Het gebruik van bacteriën en eencelligen.

Navolgend behandelen wij deze vier aspecten afzonderlijk.

1) Symbiose met zoöxanthellen

Symbiose (uit het Griekse: *συν*: samen; *βίωσις*: levend) in de oorspronkelijke wijde betekenis is het langdurig samenleven van twee organismen van verschillende soorten waarbij de samenleving voor ten minste één van de organismen gunstig of zelfs noodzakelijk is. Vaak echter wordt de term symbiose alleen gebruikt in de betekenis van wederzijds voordelige co-existentie. De beide partners heten symbionten. De grootste partner wordt ook wel gastheer genoemd.

In de Anglo-Amerikaanse literatuur wordt tevens hiervoor de term mutualisme gebruikt, in plaats van de term symbiose.

Endosymbiose is een vorm van (mu-

tualistische) symbiose, waarbij een organisme leeft tussen de cellen of zelfs in de cellen van een gastheer. Volgens de endosymbionten theorie zijn eukaryoten in de evolutie ontstaan door dit verschijnsel van endosymbiose.

Zoöxanthellen zijn eencellige algen, die in een symbioseverband in het Endotherm van een koraalpoliep leven. Deze symbiotische algen zijn primaire producenten. Zij produceren door fotosynthese uit het kooldioxide en water, organische energieverbindingen en zuurstof. Het licht dient hier als energiebron. De lichtintensiteit is voor de koralen van groot belang. De op het rifdak levende koralen zijn aan een zeer sterke lichtstraling blootgesteld. Zij bezitten zoöxanthellen, die zich van de symbiotische algen in de koralen, die onder zwakkere lichtomstandigheden leven, onderscheiden (Latka, 1993a, b en c). Bij intensieve belichting werken de zoöxanthellen, in een verbinding met vele proteïnen, als een beschermingsfilter tegen de UV-straling (Dunlap & Chalker, 1986; Mohan, 1990; Shibata, 1969). De belichtingssterkte is de begrenzendende factor, terwijl de fotosynthese de opgenomen CO₂-hoeveelheid. Aan de geproduceerde zuurstofhoeveelheid kan de effectiviteit van de fotosynthese gemeten worden. Met toenemende belichtingssterkte neemt het fotosynthesegedeelte en daarmee ook de opname van kooldioxide toe. Deze toename verloopt evenwel niet lineair. Neemt de belichtingssterkte af, dan vermindert het fotosynthesegedeelte. Aanpassingen van een verminderde belichtingssterkte heeft ook gevolgen op de veranderingen van de kolonievorm, afname van de poliependichtheid en verhoging van de pigmentverhoudingen (Muscatine, 1990).

Deze energierijke verbindingen, die gedurende de fotosynthese door de zoöxanthellen geproduceerd worden, zijn glucose, glycerine, aminozuren, meerdere zuren en organisch fosfaat. Zij worden door de algen die in de cellen van het gastdier leven, overgebracht.

Deze gebeurtenis wordt translocatie genoemd. De uitkomst wordt door verdere onderzoekingen bevestigd, door de zoöxanthellen die gedurende

enkele dagen door de fotosynthese gebonden en in de cellen van de koralen overgebrachte kolenstofhoeveelheid gemeten werd. Bij koralen die in 3 tot 10 meter diepte leefden, was de kolenstofhoeveelheid zeer hoog; 96,9% bij de *Stylophora pistillata*, en 78% bij de *Porites porites*. Verrassenderwijs veranderde zich de translocatie gedeelte bij de *Stylophora pistillata* tot op zo'n 35 meter diepte maar minimaal (McClosky & Muscatine, 1984). Zoals alle planten hebben zoöxanthellen ook voedingsstoffen nodig, vooral stikstof en fosfaat. Uit de voedingsstofconcentratie in het Grote Barrière rif wordt duidelijk dat stikstof en fosfaat in het koralenrif een schaars artikel is en minimale factoren weergeven. Hoe lossen nou de zoöxanthellen het probleem van het voedingsgebrek op? Enerzijds ontnemen zij de voedingsstoffen direct uit het water, en anderzijds worden de voedingsstoffen gerecycled. De laatste tijd zijn er ook aanwijzingen dat de koralen en de zoöxanthellen de mogelijkheid hebben om voedsel te gebruiken van het waterreservoir dat van meer dan honderd meter onder het rif uit omhoog beweegt. Er werd aangenomen, dat koralen met zoöxanthellen een veel snellere skeletopbouw (skeletogenese) hebben dan koralen zonder zoöxanthellen. Simkiss (1964a en b) stelde vast, dat fosfaat de skeletogenese stoort. Zoöxanthellen verbruiken fosfaat, zodat daardoor de skeletogenese van de koralen opgewekt wordt. Wij komen daarop in het hoofdstuk "steenkorallen" nog op terug. De biologie van de symbiotische algen is zeer complex en nog niet helemaal bekend, zodat wij maar enkele aspecten kunnen behandelen.

2) Opname van in het water opgeloste organische en anorganische verbindingen

Bij de symbioseverhoudingen, zoals hiervoor beschreven, tussen de koralenpoliep en de zoöxanthellen, ontstaat een behoefte aan voedingsstoffen in de vorm van stikstof, fosfor en koolstof voor die algen. Metingen in het koralenrif tonen met 0,2-0,5 mg/l aan, echter een zeer gering gemiddelde van koolstofconcentratie (Sorokin, 1973). In de lagune en de litoralenriffen (kustnabijheid) kan het voedingsstofgehalte misschien iets hoger zijn, wat

zich ook in de samenstelling van de fauna weergeeft.

In de neritiden riffen, dat is van de kust verwijderd, is het voedingsstofgehalte daartegen extreem laag.

Lang vroegen de wetenschappers zich daarover af, hoe het mogelijk is, dat de voedingsstofbehoefte van de gigantische hoeveelheid aan zoöxanthellen, die in de koraaldieren die alleen op een rif leven, gedekt kan worden. Enige voedingsstoffen stammen zo waar uit het plankton, maar dit alleen is zeker niet genoeg. Sinds de zestiger jaren hebben aanhoudende proeven bewezen, dat koralen opgeloste organische verbindingen direct uit het water kunnen opnemen. Bij onderzoekingen met verschillende neteldieren (Hydroiden, Anemonen, steen- en lederkorallen) nam de concentratie van in het water opgeloste aminozuren binnen 21 uur met zo'n 19-57% af (Sorokin, 1973); Muscatine, 1972). Stephens (1960 en 1962) wees uit, dat het solitair levende steenkoraal *Fungia scutaria* een glucoseoplossing van 1-2 mg glucose per uur en per individu onttrekken kan. De opname vond matig plaats, overdag en 's nachts, door de oppervlaktecellen, dus niet door de mondopening.

Lewis & Smith (1971) onderzochten, welke werking de glucoseconcentratie in het water op de opname had. Zij vonden hieruit, dat zij omgekeerd proportioneel is, dit wil zeggen, bij hoge concentratie verliep de opname langzaam, en bij lagere met wat meer snelheid. Metingen gaven weer, dat per gram aan levend weefsel, in verloop van vier uur 30 mg glucose opgenomen werd, wat ongeveer 3% van het eigen gewicht is. Het met wimpers bezette oppervlakteweefsel van een koralenpoliep maakt het mogelijk samen met zijn enzymgehalte voor de opname van opgeloste organische verbindingen. Het is evenwel nog erg onzeker, hoeveel van deze verbindingen direct in de stofwisseling van de koralen worden benut, met andere woorden, hoeveel er aan de algen worden aangevoerd. Opgeloste anorganische verbindingen worden eveneens direct uit het water opgenomen. Stoffen, zoals anorganische fosfaat (PO_3^{3-}) of nitraat (NO_3) zijn belangrijke algen voedingsstoffen, die door de zoöxanthellen direct gebruikt worden.

Een opmerkelijk aandeel van deze stoffen stammen uit opgenomen organische verbindingen, die in het



Gele korstanemoo (familie Epizoanthidae) met zeester (echinaster sepositus)

spijsverteringsproces in de poliepen opgedeeld worden. Het is zeker bewezen, dat zij ook anorganische verbindingen opnemen. Stikstof en fosfor tellen waarschijnlijk tot de elementen, die in het koralenrif het minst voorkomen. Er zijn aanwijzingen dat de zoöxanthellen uit de opgenomen anorganische stikstof verbindingen aminozuren samenstellen, die aan het gastdier teruggeven worden. Wanneer het klopt, worden deze verbindingen eveneens gerecycled. Ook anorganisch fosfaat heeft de wetenschappers beziggehouden. Zij vonden hieruit, dat zulke verbindingen niet alleen opgenomen worden, maar ook door koralen met zoöxanthellen in vergelijking met ongewervelden zonder symbiotische algen, in aanzienlijk geringere hoeveelheid weer afgegeven worden. Dit beschouwt men als bewijs voor de recycling van deze verbindingen tussen de koralencellen en de zoöxanthellen (Yong & Nichols, 1931; Pomercy & Kunzler, 1969; Yamazato, 1966).

Onder de anorganische verbindingen nemen calcium (Ca²), magnesium (Mg²), strontium (Sr²) en enige sporenelementen een speciale plaats in. Calcium komt in het zeewater in rijke hoeveelheden voor. Het wordt door de hermatypische koralen gefixeerd en dient voor de opbouw van het skelet uit Aragonit. In dit skelet wordt ook magnesium, waar het in het aquarium normalerwijze een tekort aan is, ingebouwd. Het heeft zich laten zien, dat hermatypische steenkoralen beter gedijen wanneer men in het aquariumwater regelmatig strontium toevoegt. In de zee komt strontium in variabele concentraties voor, normaal evenwel met ca 8 mg/l. Dikwijls wordt ook de verhouding met het calciumconcentratie aangegeven, als Sr/Ca. Naar Kinsman (1969) en Kinsman & Holland (1969) bedraagt deze verhouding 0,0086. In skeletten van vele steenkoralen schijnt het echter hoger te zijn. Dit duidt er op, dat steenkoralen onder bepaalde omstandigheden strontium voortrekken bij de opbouw van het Aragonit, voor het calcium (Weber, 1973).

Daadwerkelijk vindt men in de skeletten van vele steenkoralen opmerkelijke hoeveelheden aan strontium. Onderzoekingen bij de *Acropora cuneata*, *A. pulchra*, *Goniastrea benhami* en

de *Porites murrayensis* gaven concentraties aan van gemiddeld 550 mg (Sr/1000cm³) (Weber, 1973). Toch gaf het bij de vier soorten duidelijk onderscheid. Interessant is het ook, dat die ahermatypische steenkoralen vermoedelijk ongeveer hetzelfde strontiumgehalte vertonen als de hermatypische. Weliswaar heerst hierover geen enigheid bij de onderzoekers. Het blauwe koraal, *Heliopora coenulea*, bevat daarentegen maar een geringe hoeveelheid aan strontium. Tussen het strontiumgehalte van het koraalskelet en de watertemperatuur bestaat een duidelijke samenhang. Stijgt de temperatuur, dan vermindert het strontiumgehalte en omgekeerd. Tegenovergesteld verhoudt zich de samenhang bij waterdiepten tot zo'n 20 meter. Koralen in het vlakke rifgebied bevatten minder strontium als dezelfde in dieper water. Deze feiten steunen onze kennis tot de skeletogenese. Zij nemen bij hermatypische koralen met stijgende temperatuur toe en verminderen bij toenemende waterdiepte en omgekeerd. Indien de calciumfixering trager verloopt, dan wordt dit voor een deel door strontium vervangen. Er zijn redenen om aan te nemen dat de strontiumfixering genetisch bepaald is, en zij kunnen weliswaar niet alleen van soort tot soort, maar ook van kolonie tot kolonie van dezelfde soort te onderscheiden zijn.

Twee direct in het rif langs elkaar staande kolonies van dezelfde soort, kunnen namelijk op duidelijke verschillen met betrekking tot het strontiumgehalte wijzen. Buiten calcium en strontium bevinden zich ook nog barium, koper, boor, lithium en zink in het skelet van de steenkoralen. Deze elementen worden waarschijnlijk bij de skeletogenese, samen met calcium opgeslagen (Livingston & Thompson, 1971).

3) Recycling van verbindingen

In ecologische zin kan men als "meermalige benutting van weinig aanwezige voedingscapaciteiten" definiëren. Wij hebben het begrip al eerder gebruikt, maar wij willen dit vanwege zijn grote betekenis voor de productiviteit en de verscheidenheid van een koralenrif, nog eenmaal uitvoerig behandelen. De recycling omvat voedingsstoffen, met inbegrip

van het kolenstof, en vindt plaats in het ecosysteem van een koralenrif in meerdere lagen. Het meest bekendst is de translocatie van stoffen tussen symbiotische algen en de cellen van het gastdier. Deze recycling is zeer effectief. Ofschoon niet alle stoffen gerecycled worden, is het verlies aan de omgeving maar gering. De recycling op hogere lagen is bij lange na niet zo effectief. Alle mosselen, kreeftdieren, stekelhuidige, vissen en vele andere organismen, scheiden als stofwisselingsproducten voedingsstoffen (ammonium en fosfaat) uit, die potentieel door de koralen gebruikt kunnen worden. Uit het bezinksel worden aanvullende bruikbare stoffen vrijgesteld (DiSalvo, 1974). Daarbij is algemeen bekend, dat de voedingsstoffen, die buiten de koraalpoliepen om vrijgesteld worden, door de koralen erg moeilijk opgenomen kunnen worden, als zulke, die binnenin de koralenpoliepen ontstaan. Stromingen en golven dragen de voedingsstoffen snel weg. Het verlies bij hun vruchtgebruik is daarom veel groter en omvangrijker. Belangrijke voedingsstoffen gaan ook verloren, als zich organische materialen in het bezinksel afgezet worden of anorganische materialen bij de skeletogenese gebonden wordt. Om deze verliezen op te vangen, moeten voedingsstoffen van buitenaf aan dat ecosysteem opnieuw aangebracht worden. Bij koraalriffen heeft men een tijdlang aangenomen, dat de enige toevoer van "nieuwe" voedingsstoffen bij de stikstofverbinding, door de algen en door de directe opname van in het water opgeloste voedingsstoffen, plaats vond. In de laatste jaren zijn evenwel enige nieuwe theorieën ontwikkeld. Tegenwoordig gaat men ervan uit, dat de koraalriffen voedingsstoffrijk water, door de poriën in de rifgrond, toegevoerd krijgt. Bij boringen tot zo'n 500 meter diepte, in het Mururoa Atol, in de Pacific, en tot zo'n 30 meter diepte in het Grote Barrière rif, stootte men op reservoirs met zeer veel voedingsstoffhoudend water. De nitraatconcentratie bedroeg bijvoorbeeld in 350 meter diepte in het Mururoa Atol 15 mmolar/m³ ($\approx 0.92\text{g/m}^3$) en in 30 meter diepte in het Grote Barrière rif 5,6 mmolar/m³ ($\approx 0.35\text{g/m}^3$). In de lagunen bedroeg de concentratie daarentegen slechts 0.2 mmolar/m³ ($\approx 12.3\text{mg/m}^3$). Bij deze theorie gaat men ervan uit, dat

het water uit de diepte zeer langzaam, evenwel onafgebroken omhoog cirkelt en door de poriën van het sedimentstructuur tenslotte in het rif aan de wateroppervlakte belandt.

Op deze wijze worden de voedingsstoffen onafgebroken aan het rif toegevoegd (Rougerie & Wauthy, 1993). Deze theorie is tot nu toe strijdig, maar toch zeer interessant.

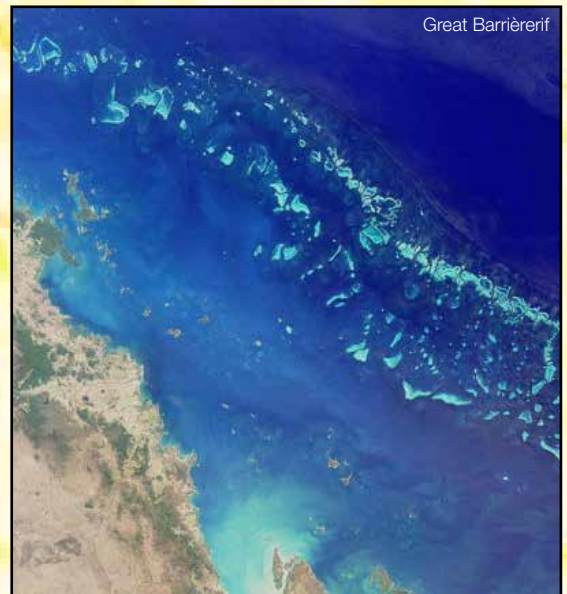
4) Het gebruik van bacteriën en eencellige

Bacteriën kunnen de koralen ook als voeding dienen (DiSalvo, 1971). Het van de koralen uitgescheiden slijm bevat een aanzienlijke hoeveelheid aan koolhydraten, die door de zoöxanthellen geproduceerd worden (Crossland & Borowitzka, 1980). De koolhydraten zijn belangrijke voedingsbronnen voor de bacteriën. Het micromilieu dat de steenkoralen omgeeft bevat een zeer hoge concentratie aan bacteriën en eencellig zoöplankton, dat van bacteriën leeft. Deze organismen zijn eveneens in de poliepen voorhanden (Paul & al., 1986). Buiten dat de bacteriën de koralen direct als voedsel dienen, is het mogelijk, dat de hoge bacteriënconcentratie vermeerderd zoöplankton aantrekt, wat als buit voor de koralen wordt (Schiller & Herndl, 1989). Met de bacteriën wordt aan de koralen organisch fosfaat toegevoegd.

Gelijktijdig bevatten de zoöxanthellen belangrijke elementen, zoals stikstof en ijzer, alsook vitamine B12 (Sorokin, 1973).

Gevolgtrekkingen voor het koralenrif-aquarium

Een beslissende factor is, dat neteldieren met zoöxanthellen van nature aan een leven in een zeer voedingsstofarm (oligotrofen) water aangepast zijn. Wat wij al gezegd hebben is, dat koralen talrijke methoden ontwikkeld hebben voor dekking van hun energiebehoeften. In het aquarium bieden wij de koralen dergelijk voedingsstofarme voorwaarden aan, dan laat dit zich naar onze mening alleen met een effectieve eiwitafschuiming, voorzichtig gebruik van actief kool en spaarzame voeding bereiken. Bovendien is de socialisering met andere organismen zorgvuldig te plannen. Dieren, die veelvuldige en rijkelijke voeding nodig hebben, zijn moeilijk met dieren te combineren, die lichtenergie over de symbiose met zoöxanthellen gebruiken. Enige neteldieren, vooral anemonen en vele lederkoralen, kunnen niet te min ook onder voedingsstofrijke omstandig-



Great Barrièrerif

heden uitstekend gedijen. In de zee domineren zulke dieren vaak in riffen langs de kust, in water met een hoger voedingsstofgehalte, en met grotere schommelingen in het zoutgehalte en die talrijke zweefstoffen vertonen. Zulke riffen werden af en toe als "eutrofe riffen" betiteld. Zij bevatten tegenover oligotrofen riffen vaak een rijkere algenflora. De beste indicator voor het voedingsstoffengehalte in een aquarium is, naar onze mening, de algengroei. In een voedingsstofrijk aquarium treft men vaak een ongeremde en oncontroleerbare groei van vele algen aan, daaronder vele blauwalgen. Is een aquarium daartegen voedingsstofarm, dan zal een overwegende groei van rode kalkalgen te zien zijn. Stijgt het voedingsstofgehalte iets, dan zal zich een verandering in de algenflora inzetten. Vaak duiken hierbij rode en groene turfalgen op. Zelfs wanneer enige neteldieren uitstekend samen met algen in een eutrofe aquarium gedijen, dan moet dit ons niet misleiden en ons daartoe verleiden, met de eiwitafschuiming nonchalant te zijn of het aquarium onvoldoende te controleren. In een gezond koralenrifaquarium mag zich onder geen beding nitraat- en fosfaatgehalte verhogen!!

Verteld uit het boek "Korallenriff Aquarium" van Svein A. Fossa en Alf Jacob Nilsen, met ingevoegde teksten en afbeeldingen van Wikipedia.

HdB

