



De groei van koraalriffen

Door Tim Wijgerde

REEFSECRETS

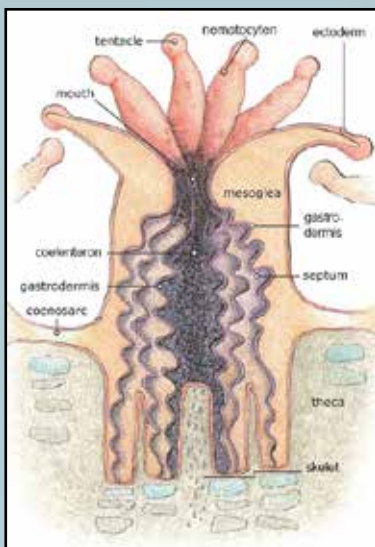
5

Koraalriffen staan wereldwijd bekend om hun sprookjesachtige schoonheid. Deze poreuze ‘onderwaterbergen’ behoren tot de soortenrijkste gebieden op aarde, en herbergen talloze gewervelde en ongewervelde dieren. Deze bijzondere ecosystemen ontstaan door de samenwerking van miljarden kleine diertjes; de koraalpoliepen. Na veel wetenschappelijk onderzoek is inmiddels duidelijk geworden hoe deze kleine ongewervelden in staat zijn uit het niets een waar paradijs te creëren.



De anatomie van een koraalpoliep

Een koraalpoliep is qua vorm een eenvoudig organisme; het bestaat uit een stam, een mondschijf met tentakels en een verteringsholte. Veel soorten vormen samen complete kolonies, door zichzelf continu te delen. Deze poliepen staan met elkaar in verbinding via gemeenschappelijk weefsel, coenenchym genaamd. Via dit weefsel kunnen veel soorten voedingsstoffen met elkaar uitwisselen. Korallen bestaan verder uit slechts twee huidlagen; het endoderm en het ectoderm. Deze lagen zijn elk twee celrijen dik en vormen samen de structuur van de poliep. Tussen deze lagen bevindt zich een massa van geleïchtig materiaal, het mesoglea, wat de poliep steun geeft.



Figuur 1: Korallen vormen kolonies van soms wel duizenden koraalpoliepen, die lijken op kleine anemoontjes. Ze bestaan uit een stam, een mondschijf met tentakels en een verteringsholte, coelenteron genoemd (afbeelding: NOAA).

De tentakels van koraalpoliepen zijn gewapend met nematocyt; dit zijn gespecialiseerde cellen die harpoentjes gevuld met gif kunnen afvuren. Hierdoor kunnen de poliepen zoöplankton verlammen en vangen, waaruit ze

een gedeelte van hun dagelijkse energiebehoefte halen. Deze prooien worden verteerd in de maagholte. Tot wel 95% van de dagelijkse energiebehoefte van een koraal komt van de symbiotische algen die zich in de binnenste

huidlaag bevinden.

Deze zogenaamde zoöxanthellen produceren koolhydraten door gebruik te maken van zonlicht, een proces wat fotosynthese wordt genoemd.

De maagholten van koraalpoliepen bevatten verder de geslachtsorganen van de dieren, die zaad- of eicellen aanmaken. Deze worden, afhankelijk van de soort, op verschillende tijdstippen in het jaar losgelaten waaruit nieuwe larven ontstaan na bevruchting. Veel soorten broeden ook hun eicellen en larven uit, waarna deze worden losgelaten. De koraallarven, ook wel planula larven genoemd, zoeken vervolgens een plek op het rif om zich te vestigen en een nieuwe kolonie te vormen.

Poliepen van steenkoralen zijn uniek onder deze groep dieren, omdat ze een skelet aanmaken. Dit skelet wordt door elke individuele poliep opgebouwd, en dient ter bescherming van de dieren tegen predatoren. Al deze miljarden poliepen bouwen samen enorme skeletachtige structuren gemaakt van calciumcarbonaat, ook wel aragoniet genoemd. Deze reusachtige onderwaterbergen bieden schuilplaatsen voor vele soorten schaaldieren en vissen, die op hun beurt grotere dieren aantrekken zoals haaien en walvissen. Wanneer deze kleurrijke riffen afsterven door ziekten of bleking tijdens zomerperioden, verdwijnen hiermee talloze diersoorten omdat zij niet zonder de korallen kunnen leven (zie het archief voor meer informatie).

“Wanneer deze kleurrijke riffen afsterven door ziekten of bleking tijdens zomerperioden, verdwijnen hiermee talloze diersoorten omdat zij niet zonder de korallen kunnen leven”.

De opbouw van een skelet

Het koraalskelet wordt uitgescheiden door de zogenaamde calicoblastische laag; dit is de onderzijde van de buitenste huidlaag van de koraalpoliepen. Deze laag bevat gespecialiseerde cellen die continu calcium- (Ca^{2+}) en bicarbonaationen (HCO_3^-) naar buiten pompen. Uiteindelijk leidt dit tot de afzetting van een matrix van calciumcarbonaat (CaCO_3 of aragoniet). Het naar buiten pompen van deze ionen kost veel energie, en wordt geleverd door de zoöxanthellen. Vele soorten koraal kunnen op deze manier meer dan 1 cm per maand groeien. Volgens schattingen bouwen tropische steenkoralen 10 kilogram kalk (calciumcarbonaat) per m^2 per jaar op!

Omdat licht via fotosynthese uiteindelijk het grootste energieaandeel levert voor koraalgroei wordt dit proces door wetenschappers “light-enhanced calcification” (licht-versterkte calcificatie) genoemd. Uit vele experimenten is inderdaad gebleken dat deze stelling klopt. Korallen zetten overdag duidelijk meer kalk af vergeleken met 's nachts;

voor de koraalsoort *Stylophora pistillata* is dit wel 4 keer zoveel.

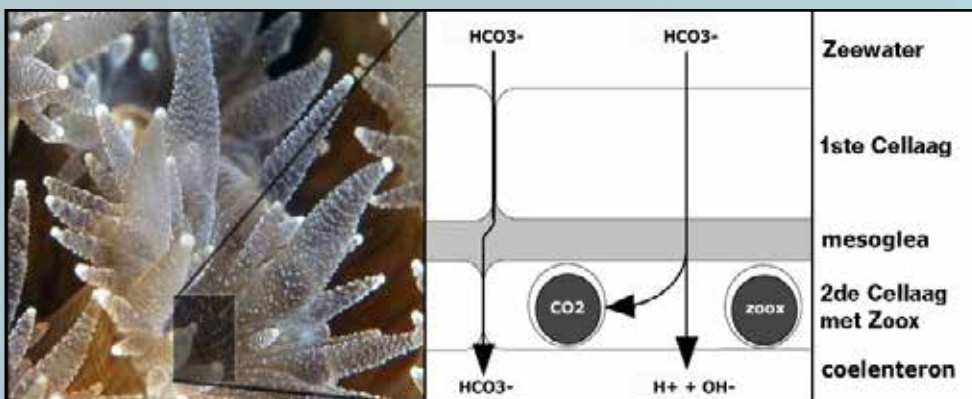
Ook bij *Galaxea fascicularis* heeft men gevonden dat deze koralen overdag een stuk harder groeien. Deze verschillen zijn al 10 minuten nadat de verlichting is aangedaan te meten.

Iets produceren uit niets; hoe werkt het?

De opbouw van een koraalskelet is een ingewikkeld proces, en kan worden onderverdeeld in twee hoofdstappen.

Stap 1: De opname van bouwstoffen

De eerste stap is de opname van calcium- en bicarbonaationen uit het water via de mondopening (fig.2). Deze ionen verplaatsen zich door de mondopening en via de buitenste huidlaag vervolgens richting de maagholte, ook wel gastrovasculaire holte of coelenteron genoemd. Dit proces van diffusie is geheel passief; hiervoor is geen energie nodig.



Figuur 2: De opname van bicarbonaationen uit zeewater door de buitenste huidlaag van de koraalpoliep. De ionen diffunderen door het mesoglea en beide cellagen, en komen in het coelenteron terecht. Een deel van de ionen splitst zich in CO_2 en OH^- (hydroxide) ionen. Een groot deel van de CO_2 -moleculen wordt opgenomen door de zoöxanthellen. De hydroxide-ionen helpen de interne pH van het koraalweefsel te stabiliseren via reactie met H^+ -ionen. Zoox: zoöxanthellum (samengestelde afbeelding; Hans Leijnse en Furla et al, Journal. Exp. Biol., 2000).

Een deel van de bicarbonaationen splitst zich in koolstofdioxide (CO_2) en hydroxide-ionen (OH^-). De vrijgekomen CO_2 -moleculen worden voor een groot gedeelte door de zoöxanthellen opgenomen. Deze bevinden zich het endoderm, de binnenste huidlaag van het koraal. De hydroxide-ionen helpen de pH in het koraal stabiel te houden door te reageren met zure deeltjes (H^+ -ionen) tot water (H_2O).

Stap 2: Het transport van bouwstoffen naar het groeiende skelet

De volgende stap is het transporteren van bicarbonaationen naar de calcoblastische vloeistof; dit is de laag water net onder de buitenste huidlaag van koraalpoliepen waar kalkafzetting plaatsvindt. Dit proces kost energie, en hiervoor is een energiedrager nodig. Dit stofje heet ATP (adenosine trifosfaat), en wordt door al het leven op aarde gebruikt als energiebron. ATP zelf wordt weer geproduceerd in de zogenaamde energiecentrales van levende cellen; de mitochondriën (fig.3). De calcoblastische cellen in de buitenste huidlaag zijn zeer rijk aan deze celorganellen, en werken dagelijks hard om het koraalskelet op te kunnen bouwen.

ATP wordt geproduceerd door koolhydraten en vetten te oxideren, en deze energie wordt vervolgens gebruikt om o.a. calciumionen over de buitenste huidlaag naar de calcoblastische laag te transporteren (fig.3). De koolhydraten zijn grotendeels afkomstig van de zoöxanthellen, en leveren tot wel 95% van de dagelijkse energiebehoefte van het koraal.

Het transport van bicarbonaationen vindt plaats via de uitwisseling met negatief geladen ionen aan de buitenkant (weergegeven als A^-). Dit principe heet antiport. Ook het naar buiten pompen van calciumionen verloopt via een antiport-systeem; het verschil is dat zowel de calciumionen als de protonen (H^+) zich tegen een gradiënt in moeten bewegen. Dit kan worden vergeleken met het stroomopwaarts zwemmen van een zalm; dit kost uiteraard behoorlijk wat energie. ATP is uiteindelijk de stof die de energie hiervoor levert, waardoor de calcium/ H^+ pomp zijn werk kan doen.

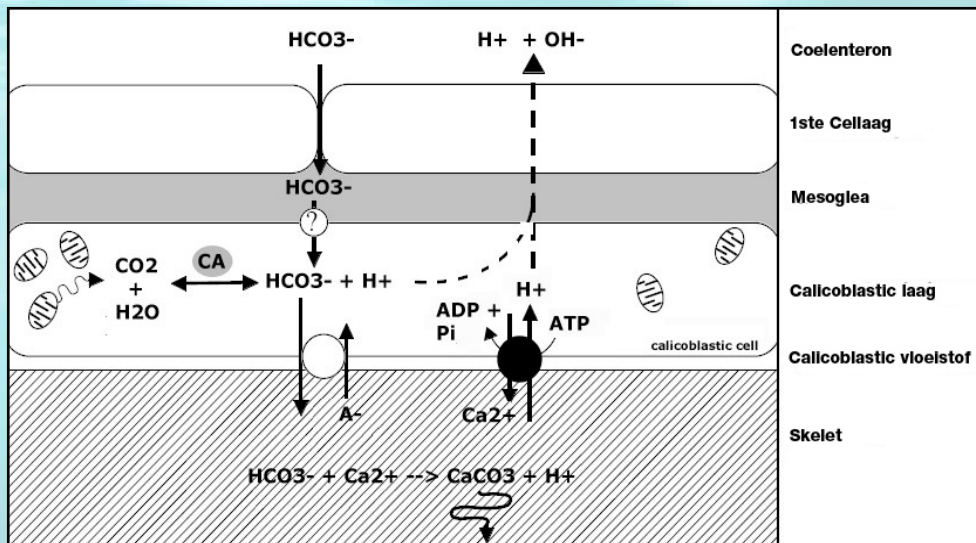
Uiteindelijk reageren de bicarbonaten met calcium tot calciumcarbonaat, waardoor het koraalskelet wordt opgebouwd. De protonen die hierbij weer vrijkomen worden meteen weer teruggelpompt om een hoge pH van de calcoblastische vloeistof te garanderen. Dit komt omdat bij relatief lage pH minder carbonaationen (CO_3^{2-}) in oplossing zijn. Dit heeft te maken met een zeer belang-

rijk evenwicht, (fig4).

Zonder deze hoge pH zou het skelet meteen weer oplossen! Dit komt omdat bij een lagere concentratie carbonaationen meer ruimte ontstaat voor nieuwe carbonaationen, afkomstig van het koraalskelet. De pH-waarde van de calcoblastische vloeistof ligt overdag rond de 9, en 's nachts rond de 8. Koralen groeien dus vooral overdag!

“Bij lage pH-waarden lost een koraalskelet snel op. Dit komt omdat de oplosbaarheid van calciumcarbonaat hoger is in zuurder water”.

De huidige stijging van de CO_2 -concentratie in de atmosfeer zorgt er op dit moment voor dat de pH van de oceanen langzaam daalt, omdat zij ongeveer 20% van dit broeikasgas opnemen. Wanneer CO_2 in water oplost, verlaagt het de pH-waarde door het vrijkomen van H^+ -ionen. Als de CO_2 -uitstoot doorzet, zal de pH-waarde van de oceanen rond het jaar 2150 rond 7.4 liggen, waardoor koraalriffen wereldwijd oplossen. Nu al is te merken dat kalkproducerende organismen minder hard groeien, en dit is vooral te zien in de gematigde oceanen. Dit komt omdat kalk sneller oplost bij een lagere temperatuur (denk eens aan het neerslaan van kalk op verwarmingselementen; hier is het omgekeerde proces aan de gang).



Figuur 3: De afzetting van calciumcarbonaat door de buitenste, onderste huidlaag van de koraalpoliep. De bicarbonaationen diffunderen opnieuw door het mesoglea en de 1e cellaag. De volgende stap is echter niet passief, maar actief; bicarbonaationen worden via een antiport-systeem naar de calcicoblastische vloeistof gepompt. De energie die hiervoor nodig is wordt geleverd door een antiport-systeem, waarbij negatief geladen ionen (A-) naar binnen worden gepompt. Calciumionen (Ca^{2+}) worden ook naar de calcicoblastische vloeistof gepompt, waarbij tegelijkertijd H^+ -ionen naar binnen worden getransporteerd. Het bijzondere van dit proces is dat het transport van Ca^{2+} en H^+ -ionen tegen een gradiënt in plaatsvindt; om deze reden kost dit dan ook energie. Deze wordt geleverd door de hydrolyse van ATP tot ADP en anorgaanisch orthofosfaat (Pi). De meeste bicarbonaten zijn afkomstig van het metabolisme van de koraalcellen zelf; de mitochondriën ademen CO_2 uit, waarna het enzym carbonic anhydrase (CA) de reactie

versnelt richting HCO_3^- -ionen. Tot wel 75% van het bicarbonaat is afkomstig van het koraal zelf, en wordt niet uit de waterkolom gehaald! Uiteindelijk slaan bicarbonaten en calcium samen neer tot calciumcarbonaat (CaCO_3). De vrijgekomen H^+ -ionen worden steeds teruggepompt, waardoor de pH in de calcicoblastische vloeistof hoog blijft. Deze ligt overdag rond een waarde van 9, en 's nachts rond de 8. Koralen groeien dus met name overdag (gemodificeerd uit en Furla et al, Journal. Exp. Biol., 2000).



Figuur 4: Het CO_2 -evenwicht. Hoe lager de pH-waarde, hoe minder carbonaationen, en hoe meer bicarbonaationen in oplossing zijn. Om deze reden zorgen koraalpoliepen ervoor dat de pH in de calcicoblastische vloeistof, de locatie waar kalkafzetting plaatsvindt, altijd hoog is. Deze ligt overdag ongeveer rond een waarde van 9.3; bij deze waarde lost calciumcarbonaat niet meer op en slaat het neer (afbeelding: Tim Wijgerde).

De KH, de hoofdbron van bicarbonaten?

Hoewel het oplossen van CO_2 in de oceaan een grote toekomstige dreiging vormt, is dit proces van groot nut binnen in het koraalweefsel. Aquaristen weten dat het belangrijk is om de alkaliniteit (vaak onterecht KH genoemd) in het aquarium hoog te houden, omdat anders de pH instabieler wordt, maar ook omdat koralen dan niet meer goed kunnen groeien.



Figuur 5: Koralen halen het grootste gedeelte van de benodigde bicarbonaten uit de eigen stofwisseling, tot wel 75%. De afzetting van kalk door koraalpoliepen heeft voor talloze dieren een leefomgeving gevormd (foto: Hans Leijnse).

Naast het opnemen van bicarbonaten door koraalpoliepen voor de groei, worden ook intern veel van deze ionen geproduceerd. Uit onderzoek is gebleken dat 70-75% van het bicarbonaat afkomstig is door omzetting van CO_2 in het koraalweefsel². Dit betekent dat slechts 25-30% van deze ionen uit het water wordt gehaald! Hoewel koralen meer CO_2 vastleggen (zoöxanthellen) en produceren (koraalcellen) bij hogere lichtintensiteiten, heeft men gevonden dat deze verhouding nauwelijks verschuift onder verschillende omstandigheden. De productie van bicarbonaationen uit CO_2 is normaal een passief proces, en is afhankelijk van de pH-waarde. Levende cellen bezitten echter een enzym waarmee onafhankelijk van evenwichten stoffen kunnen worden geproduceerd. Het enzym carbonic anhydrase (CA) katalyseert de reactie tussen CO_2 en water tot bicarbonaat, waardoor koralen voldoende over deze bouwstof beschikken. Het is echter belangrijk om de alkaliniteit/KH in het aquarium op peil te houden, aangezien voldoende bicarbonaten in het water aanwezig moeten zijn voor normale koraalgroei. Verder dragen bicarbonaationen bij aan een stabiele pH. Dit is vooral 's nachts van belang, wanneer alle organismen in het aquarium het water verzuren door uitademing van CO_2 .

Waarom groeien koralen overdag harder?

Uit metingen blijkt dat koralen overdag een stuk harder groeien. Hoe is dit te verklaren? Er bestaan verschillende mogelijke oorzaken voor verhoogde koraalgroei overdag. Het eerste proces wat kalkafzetting mogelijk versnelt is de hoge productie van ATP door de calcicoblastische cellen, omdat zij veel koolhydraten ontvangen van de zoöxanthellen; het ATP-gehalte in de weefsels van *Galaxea fascicularis* kolonies was overdag 35% hoger dan 's nachts³. Veel ATP zorgt voor veel beschikbare energie voor het transport van calcium- en bicarbonaationen naar de calcicoblastische laag. Het tweede proces wat calcificatie stimuleert is fotosynthese. Overdag nemen zooxanthellen veel CO_2 op, wat pH-verhogend werkt. Koralen hebben minder moeite

met kalkafzetting bij een hogere weefsel-pH, omdat calciumcarbonaat dan minder goed oplost (fig.4 en tabel 1). De derde mogelijke reden voor verhoogde calcificatie tijdens lichtperioden is de activatie van de $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ pomp, die lichtgevoelig is. Hierdoor worden meer bouwstoffen richting het skelet gepompt (tabel 1). Uiteindelijk kan het calcificatieproces in zijn geheel met de volgende reactievergelijking worden samengevat:



tijdstip	compartiment	calcium (mM)	bicarbonaat (nmol/ mg eiwit)	pH
continu	zeewater	10	x	8.2
overdag	coelenteron	9.8	12	8.2
	weefsel	x	230	8.5
	calicoblastische vloeistof	10.6	x	9.3
's nachts	coelenteron	9.9	20	7.6
	weefsel	x	5.9	7.6
	calicoblastische vloeistof	10.2	x	8.1

Tabel 1: Een overzicht van de calcium/bicarbonaatconcentraties en de pH in de verschillende compartimenten van het koraal tijdens dag en nacht. De rode cijfers geven de hoofdfactoren van kalkafzetting aan; de hoge productie van bicarbonaationen en een hogere pH in de calicoblastische vloeistof. Ook de calciumconcentratie is essentieel; deze is zelfs iets hoger overdag, ondanks het grote transport richting de kalkmatrix. x: geen gegevens (samengesteld uit Furla et al, Journal. Exp. Biol., 2000 en Al-Horani, Marine Biology, 2003).

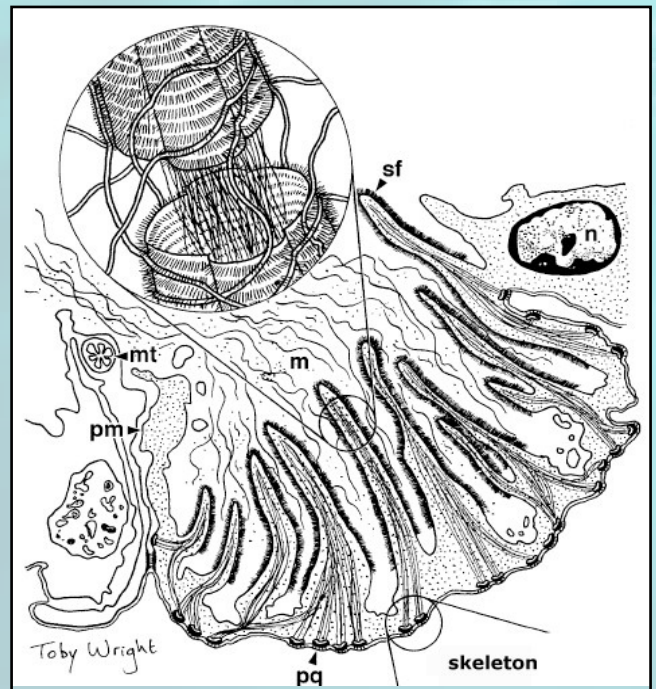
De versmelting van koraal en skelet

Nu duidelijk is hoe koralen het voor elkaar krijgen om schijnbaar uit het niets een skelet aan te maken, is de volgende vraag hoe het weefsel verbonden is met deze kalkmatrix. Dit heeft te maken met de calicoblastische huidlaag; hierin bevinden zich niet alleen kalkafzettende cellen, maar ook aanhechtingscellen. Dit zijn de zogenaamde desmocysten. Deze cellen verbinden het koraalweefsel met de kalkmatrix; via talloze uitstulpingen wordt het bindweefsel (mesoglea) verbonden met het skelet.

Figuur 6 laat één gigantische desmocyt zien, die via talloze uitstulpingen in het mesoglea van het koraal doordringt. Deze uitstulpingen vertonen op hun beurt ook weer kleinere uitstulpingen in de vorm van kleine vezels. Een desmocyt is te vergelijken met de buitenste, calicoblastische cellen zoals te zien in fig.3; deze cel is alleen een stuk grilliger van vorm waardoor het contactoppervlak met het bindweefsel veel groter wordt. Dit zorgt voor een effectieve versmelting van bindweefsel en skelet via de desmocysten. De desmocysten zijn verbonden met het skelet via talloze vezels die zich vertakken in het skelet; deze eiwitten vormen samen de organische matrix. Het toedienen van aminozuren in aquaria werkt mogelijk stimulerend op de opbouw van deze matrix.

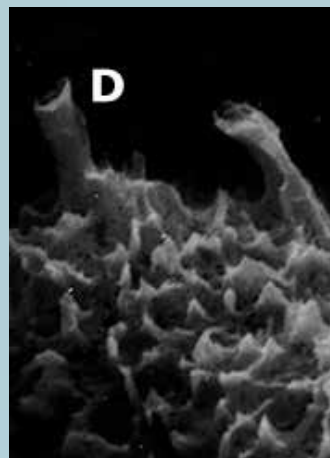
Slimme chemie

De modellen in dit artikel zijn door wetenschappers opgesteld aan de hand van diverse experimenten, waarbij o.a. radioactieve calcium- en koolstofisotopen zijn gebruikt. Dit stelt biologen in staat te achterhalen wat er precies met de opgenomen stoffen gebeurt onder diverse omstandig-



Figuur 6, rechts: Een overzicht van een desmocyt die via talloze uitstulpingen een verbinding maakt tussen koraalweefsel (het mesoglea, m) en het koraalskelet rechtsonder (skelet). De uitstulpingen vertonen op hun beurt weer kleinere uitstulpingen in de vorm van kleine vezels (small fibers, sf). De kern (n) van deze cel is rechtsboven te zien, met helemaal links een mitochondrium (mt). De desmocyt is verbonden met het skelet via talloze vezels die zich vertakken in het skelet (pq, plaques). Desmocysten zijn vrij groot, en de plasmamembraan (pm) loopt helemaal rond de uitstulpingen in het mesoglea (m). Inmiddels is duidelijk dat voldoende aminozuren nodig zijn voor een goede koraalgroei, die via het water en het voedsel worden opgenomen. Dit komt mede omdat via aminozuren eiwitten worden opgebouwd die bijdragen aan skeletopbouw- en aanhechting (afbeelding: Toby Wright).

heden. De groei van koralen is een bijzonder proces, en laat ons zien hoe deze unieke dieren zich hebben aangepast aan hun omgeving. Door biochemische processen slim te benutten zijn veel soorten koraal in staat een skelet op te bouwen, waarmee zij zich kunnen vasthechten aan het rif en zich kunnen terugtrekken voor vijanden.



Figuur 7, links: Electronenmicroscopische foto van een desmocyt (D), die zich uitstrekt in het kalkskelet. Het skelet is niet meer zichtbaar, omdat dit is verwijderd (zwarte domein op de foto, Muscatine et al, Coral Reefs, 1997).

“Door biochemische processen slim te benutten zijn veel soorten koraal in staat een skelet op te bouwen, waarmee zij zich kunnen vasthechten aan het rif en zich kunnen terugtrekken voor vijanden”.

Dit artikel is onderdeel van het educatieve project koraalwetenschap.nl, © 2008-2009 Coral Publications.

Referenties:

Chave, KE, Smith SV and Roy KJ, Carbonate production by coral reefs, *Mar. Geol.*, 1975, pp 123-140(12)

Furla P, Galgani I, Durand I and Allemand D, Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis, *Journal of Experimental Biology*, 2000, pp 3445-3457(203)

Al-Horani FA, Al-Moghrabi SM, de Beer D, The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*, *Marine Biology*, 2003, pp 419-426(142)

Falkowski, PG, Dubinsky, Z, Muscatine, L, Porter, JW, Light and bioenergetics of a symbiotic coral. *Bioscience*, 1984, pp 705-709(34)

Muscatine, L. Porter, JW, Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *Bioscience*, 1977, pp 454- 460(27)

Edmunds, PJ, Davies, SP, An energy budget for *Porites porites* (Scleractinia). *Mar. Biol*, 1986, pp 339- 347(92)

Muscatine L, Tambutte E, Allemand D, Morphology of coral desmocytes, cells that anchor the calciblastic epithelium to the skeleton, *Coral Reefs*, 1997, pp 205-213(16)



Fungia of paddenstoel koralen weer een ongebruikelijke vorm van ongeslachtelijke voortplanting; de vorming van talrijke dochter poliepen van een stervende ouder poliep bekend als anthocauli. Deze strategie dient als een laatste redmiddel, en zorgt voor het overleven van het individu (foto: Jorick Hameter).