

Symbiose tussen bryozoën en koralen

Gerhard C. Cadée

In Neogene afzettingen in NW-Europa o.a in de Westerschelde bevinden zich, zoals reeds lang bekend, hecht vergroeide kolonies van een bryozoe en een koraal. Naar analogie van een recent beschreven symbiose tussen een Devonisch koraal en een bryozoe kan ook hier gesproken worden van een symbiose die voor beide organismen voordeel opleverde.

Een recent artikel in *Science* (McKinney et al., 1990) over een symbiose tussen een Devonische bryozoe (mosdiertje) en een koraal bracht mij in herinnering dat ik een vergelijkbare symbiose kende uit Pliocleen materiaal. In mijn materiaal afkomstig uit de Westerschelde, jaren geleden verzameld bij de schelpbranderij in Den Briel en uit de zgn. Coralline Crag in East Anglia, bevinden zich kolonies van een bryozoe, geheel doorgroeid met een koraal, beide organismen vormen samen een hechte kolonie. Ik had me steeds afgevraagd hoe zo'n gezamenlijke kolonie kan ontstaan, McKinney et al. geven een antwoord hierop.

Symbiose en mutualisme

Er heerst enige verwarring over het begrip symbiose, dat niet altijd in dezelfde betekenis wordt gebruikt. Keeton (1972) geeft duidelijke definities: symbiose is elke vorm van samenleven van twee of meer organismen en kan onderscheiden worden in parasitisme (samenleven duidelijk ten nadele van een van de organismen), commensalisme (de ene soort 'eet mee', zonder de ander schade te berokkenen) en mutualisme, waarbij beide soorten voordeel ondervinden uit het samenleven. Vaak wordt symbiose alleen gebruikt voor dit laatste, mutualisme (Yonge, 1957 bijvoorbeeld). Het is bovendien niet altijd eenvoudig om een scherp onderscheid te maken tussen de drie soorten van symbiose, scherpe grenzen zijn er nl. niet, het is een continuum van mogelijkheden.

Recent zijn er vele voorbeelden van mutualisme, fossiel zijn er echter niet zoveel bekend. Zo weinig dat in een vorig jaar verschenen boek over palaeobiologie alleen parasitisme en commensalisme behandeld worden, mutualisme niet (Conway Morris, 1990). Recent kennen we de mutualistische relatie tussen bloeiende planten en hun bestuivers (insekten of vogels). De stikstofbindende bacteriën in wortelknollen van vlinderbloemigen, de celuloose-afbrekende-bacteriën in de maag van de koe en de vitamine B12 vormen-

de bacteriën in onze eigen darmflora zijn ook goede voorbeelden van mutualisme (Keeton, 1972).

In zee kennen we het samenleven van heremietkreeften met anemonen op hun slakkehuis (Hesse & Doflein, 1914), vissen levend tussen de tentakels van een zeeanemoon (bijv. Verwey, 1930) en symbiotische eencellige algen (zooxanthellae en zoochlorellae) levend in diverse ongewervelden (Yonge, 1957), waarvan de bekendste de rifkoralen zijn (Muscatine & Porter, 1977). Al deze voorbeelden hebben echter gemeen dat er weinig kans is dat we ze zullen herkennen bij fossielen. Het ontbreken van skeletdelen bij één van de symbionten maakt de fossilisatiekans gering. Zo is het moeilijk, zo niet onmogelijk aan te tonen of palaeozoïsche rifbouwende koralen (Tabulata en Hexacorallia), die tot een andere groep behoren dan de thans levende rifkoralen, (Tetracorallia) zooxanthellae hadden (Shrock & Twenhofel, 1953: 124).

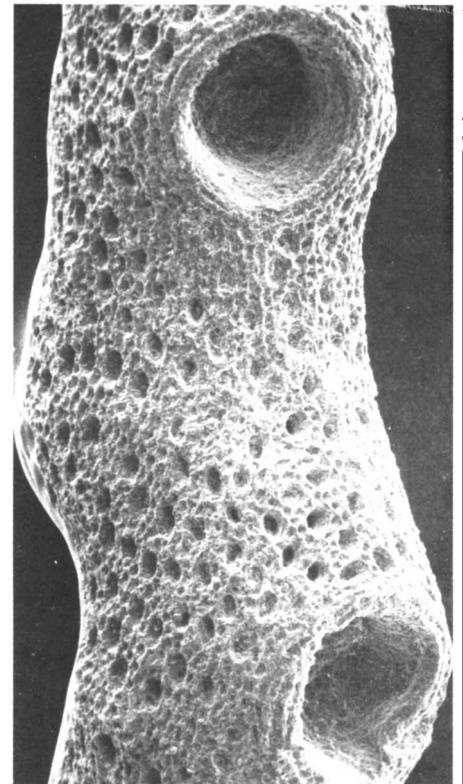
De meeste bryozoën hebben een vaste ondergrond nodig om zich te vestigen. Dit substraat kan zowel dood als levend zijn. Stenen en lege schelpen in zee zijn vaak begroeid met mosdiertjes, maar mosdiertjes vestigen zich ook op levende algen en schelpen van op sediment levende mollusken als mossel en kamschelp en pantsers van kreeftachtigen. Van dit begroeien zal mollusk of kreeftachtige vaak meer last dan plezier hebben, zoals ik voor de strandkrab kon aantonen (Cadée, 1991) en we moeten hier dus eigenlijk van parasitisme spreken volgens Dales (1957). De voordelen zijn alleen voor de bryozoe: zij raken niet bedekt onder sediment, kunnen meeëten van het voedsel dat hun gastheer verzamelt (commensalisme) en kunnen voortdurend in een nieuw gebied voedsel verzamelen, terwijl de aan vast substraat gebonden bryozoën aangewezen zijn op wat ter plekke aanwezig is.

Vast substraat, waarop organismen zich kunnen vestigen, is op de zeebodem vaak slechts in beperkte mate

aanwezig. Een concurrentie voor deze ruimte is er het gevolg van. Het organisme dat bij contacten met medebegroeiers kans ziet deze te overgroeien is het meest succesvol. Naar deze vorm van concurrentie is veel onderzoek gedaan (zie bijv. Jackson, 1977).

Een Devonisch voorbeeld van mutualisme

In het reeds eerder genoemde *Science* artikel wordt beschreven hoe twee korstvormende Devonische organismen, een tabulate koraal (*Aulopora sp.*) en een trepostome bryozoe (*Leioclema sp.*), bij ontmoeting samen hecht vergroeid



Takvormige vergroeiing van de tabulate koraal *Aulopora sp.* (de 2 grote openingen) en de trepostome bryozoe *Leioclema sp.* (kleine openingen), Onder-Devoon, Birdsong Shale, west Tennessee USA. Kolonie-breedte 2 mm. Collectie US National Museum Washington, USNM 445760. SEM-foto M. McKinney, bereidwillig afgestaan door F.K. McKinney, Appalachian State University, Boone, North Carolina.

verder gaan als een takvormige kolonie (Fig.1), zich zo verheffend boven het substraat, waarboven zij ieder afzonderlijk niet konden uitgroeien. Aan dit samen verder door het leven gaan zijn, zoals de auteurs duidelijk maken, voor beide organismen voordelen verbonden. Het is een fraai voorbeeld van zogenaamde mutualistische symbiose.

Als voordelen noemen de auteurs een beter benutten van de beperkte hoeveelheid substraat om op te groeien en de mogelijkheid voedsel te verzamelen uit een waterlaag 10 tot 20 cm boven het substraat in plaats van alleen vlak boven het substraat. Naar analogie met recente bryozoën valt aan te nemen dat ook de Devonische bryozoe *Leioclema* met cilia op zijn tentakelkrans een waterstroom genereerde om daaruit vooral fytoplankton te verzamelen. Het koraal *Aulopora* zal een carnivoor zijn geweest die uit deze door *Leioclema* opgewekte voedselstroom (grotere) zooplankton organismen haalde. Er zal dus vermoedelijk geen voedselconcurrentie zijn geweest. *Aulopora* profiteerde van deze door de bryozoe opgewekte waterstroom, zelf kon hij waarschijnlijk geen waterstroom opwekken. Mogelijk profiteerde de bryozoe van de bescherming die *Aulopora* bood, doordat *Aulopora* kleinere predators opat en misschien door het bezit van netelcellen grotere kon afschrikken. Dat deze symbiose voor beide partijen voordelen bood lijkt af te leiden uit het feit dat ze samen een veel grotere kolonie opbouwden dan waartoe ieder afzonderlijk in staat was aldus McKinney et al. (1990).

De *Celleporaria* - *Cryptangia* symbiose

De Neogene bryozoe *Celleporaria palmata* Michelin wordt soms in hechte samengroeiing gevonden met een koraal *Cryptangia woodii* Milne-Edwards & Haime (Fig. 2). Deze symbiose is al zeer lang bekend: Michelin (1847: 325) beschreef ze uit Franse Helvetien afzettingen. Milne-Edwards & Haime (1850: 8) vermelden de symbiose uit het Britse Pliocene (Coralline Crag). Lagaij (1952: 144) noemt aangespoeld Pliocene materiaal uit de Westerschelde. Canu & Lecointre (1930: 112) en Buge (1957: 327, pl.12, fig. 7 en 8) vermelden materiaal uit de Miocene Faluns van Touraine, Frankrijk. Zelf verzamelde ik Pliocene materiaal bij de schelpkalkfabriek te Den Briel, opgezogen uit de Westerschelde en uit de Engelse 'Coralline Crag', ontsloten bij Ramsholt Cliff, Suffolk.

Het koraal werd oorspronkelijk beschreven als een aparte alleen in sym-

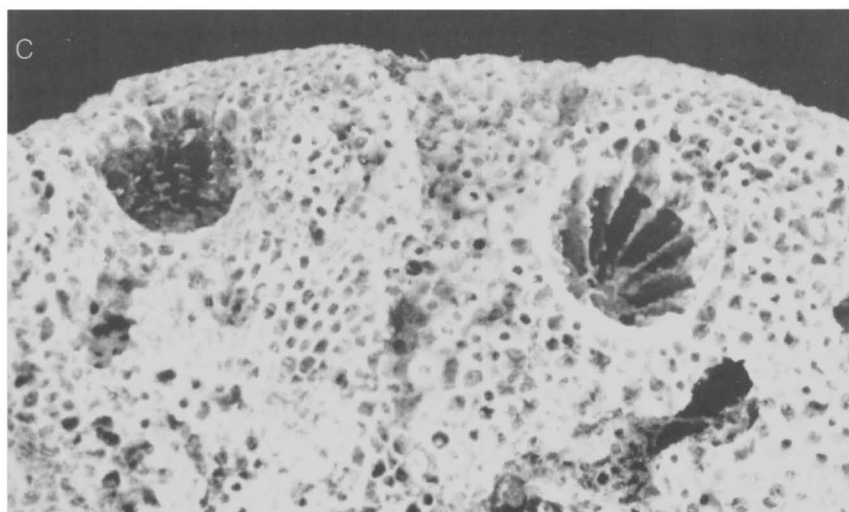
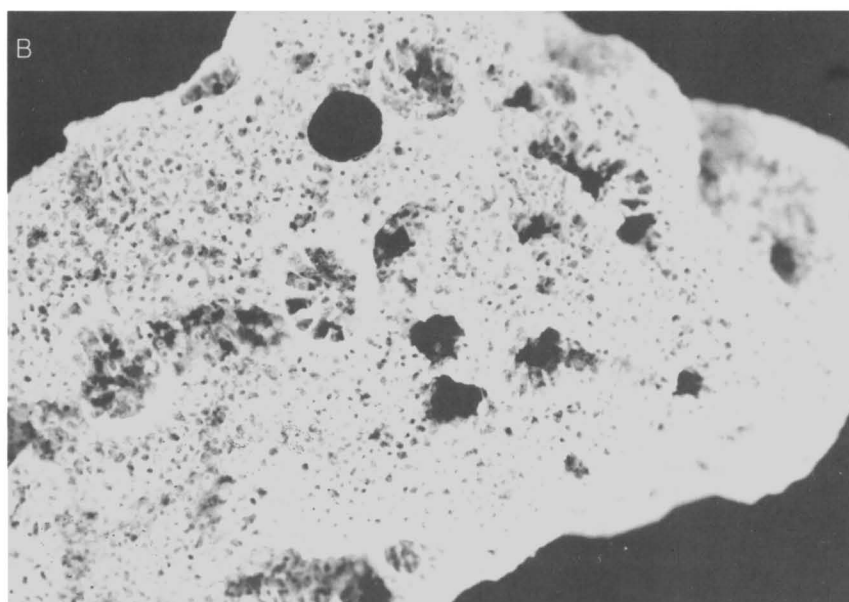
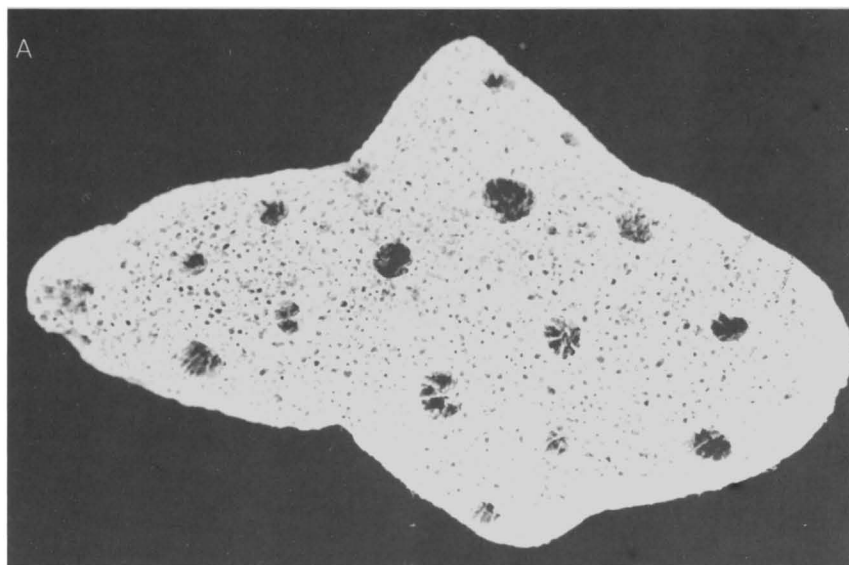


Fig. 2 Kolonies van de bryozoe *Celleporaria palmata* (Michelin) vergroeid met het koraal *Cryptangia woodii* Milne-Edwards & Haime. Septa van het koraal vooral goed zichtbaar in c. Pliocene Westerschelde, eigen collectie.

a. hele kolonie, 31.3 mm lang, b. en c. sterkere vergrotingen van delen van andere kolonies. Foto's R.P.D. Aggenbach, NIOZ, Texel.

biose met *Celleporaria* voorkomende soort: *Cryptangia parasitica* Michelin, maar H.D. Thomas (in Lagaaij, 1952: 144) beschouwt *C.parasitica* als een synoniem van *Cryptangia woodii* Milne-Edwards & Haime, een soort die ook vrijlevend, niet in associatie met *Celleporaria* voorkomt. *Celleporaria palmata*, synoniem van de door Lagaay (1952) en Canu & Lecointre (1930) als *Holoporella palmata* beschreven bryozoe (zie Bishop & Hayward, 1989), komt zowel met als zonder *Cryptangia* voor. In mijn eigen materiaal vaker zonder dan met, *Cryptangia* heb ik zelf nooit los gevonden.

Er is een duidelijke overeenkomst met het Devonische voorbeeld van mutualisme: ook hier een hecht samengroeien tot een gemeenschappelijke kolonie. Volgens Buge (1957) zijn de symbiontische kolonies groter dan de niet symbiontische, dit zou er op kunnen wijzen dat deze vorm van samenleven voor beide organismen gunstiger is. In mijn eigen materiaal heb ik dit grootte verschil niet gevonden. Ook hier mogen we veronderstellen dat het koraal zoöplankton en de bryozoe fytoplankton verzamelt uit de door de bryozoe opgewekte waterstroom, zodat er geen voedselconcurrentie zal zijn. Het koraal zal aan de bryozoe bescherming bieden tegen predators en tegen het zich vestigen van larven van organismen die de kolonie zouden kunnen overgroeien. Beide soorten kunnen ook afzonderlijk voorkomen, het is dus een facultatieve symbiose net als in het Devonische voorbeeld.

Een recente symbiose tussen een hydroïde en bryozoën

Van de hydroïde *Zanclaea* leven diverse soorten in symbiose met bryozoën (tabel I). Uit hetgeen hierover gepubliceerd is kunnen we een nog beter inzicht in de zojuist beschreven fossiele mutualistische symbioses verkrijgen. *Zanclaea* is geen koraal, maar een hydroïde.

Hij bezit dus geen intern kalkskelet. Ook *Zanclaea* vormt hecht vergroeide kolonies met zijn symbiontische bryozoën, waarbij de bryozoe een verkalkt geultje of kokertje vormt rond de zelf skeletloze stolonen van de hydroïde (Fig. 3).

Hastings (1930) beschreef als eerste de symbiose van *Zanclaea* met diverse bryozoën. Zij vermoedde dat alleen *Zanclaea* voordeel had bij deze symbiose, door de bescherming die de bryozoën aan *Zanclaea* bieden. Ristedt & Schumacher (1985) zien ook voordeel voor de bryozoën. Zij vonden *Zanclaea* steeds in symbiose met de bryozoe

Hydroïde	Bryozoe	Plaats	Referentie
<i>Zanclaea protecta</i>	div. cheilostome bryozoën	O. Pacific	Hastings, 1930
<i>Zanclaea protecta</i>	div. cheilostome bryozoën	Groot Barrière Rif	Hastings, 1932
<i>Zanclaea gemmosa</i>	<i>Schizoporella errata</i>	Vineyard Sound Massachusetts	Osman & Haugness, 1981
<i>Zanclaea sp. 1</i>	<i>Celleporaria brunnea</i>	Z. Californië	idem
<i>Zanclaea sp. 2</i>	<i>Rhynchozoon larreyi</i>	Rode Zee	Ristedt & Schumacher, 1985

Tabel I. Beschreven voorbeelden van symbiose tussen de hydroïde *Zanclaea* en bryozoën

zoe *Rhynchozoon larreyi*. Deze symbiose was een goede concurrent in het overgroeien van beschikbaar vast substraat. Bij contacten op dit substraat met korstvormende roodalggen, bryozoën, foraminiferen, koralen en met enkele hoornkoralen was de symbiose instaat deze concurrenten te overgroeien. Alleen sponzen en enkele andere hoornkoralen waren in staat deze symbiose te overgroeien, mogelijk door een soort 'chemische oorlog-

voering'. Ristedt & Schumacher veronderstellen dat de bryozoe al een goede concurrent was en dat *Zanclaea*, zelf een minder goede concurrent, hier gebruik van maakt, de concurrentiecapaciteit van de bryozoe hiermee vergroetend en tevens met zijn netelcellen de bryozoe verdedigend tegen predators. Beide organismen zouden zo profiteren van de symbiose die dan als mutualisme gezien kan worden.

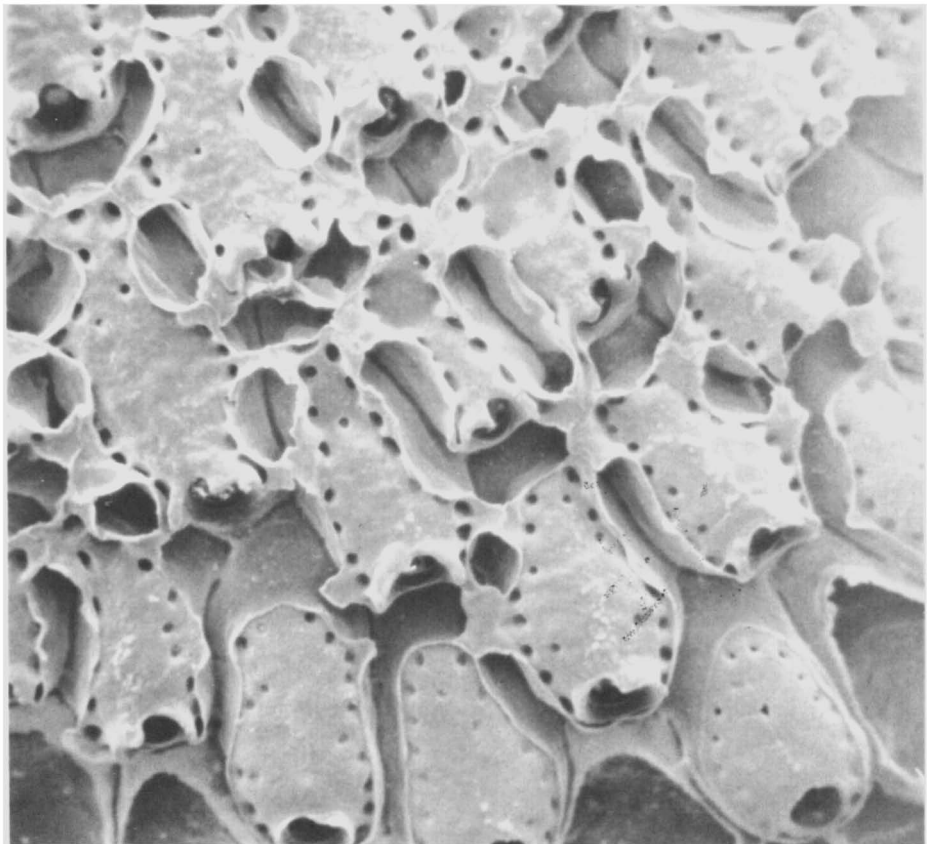


Fig. 3 Rand van een kolonie van de bryozoe *Rhynchozoon larreyi* (Audouin, 1826) met door de bryozoe gevormde kalken (halfoverdekte) tunnels voor de stolonen van de zelf geen kalkafscheidende symbiontische hydroïde *Zanclaea*. Recent, Rode Zee, collectie Geol. Paläont. Inst. Univ. Bonn, GPIBo Ri172. Foto bereidwillig afgestaan door H. Ristedt, Bonn. Vergroting 75 x.

Voorzover ik heb kunnen nagaan zijn er verder geen mutualistische symbioses bekend van bryozoën met koralen of andere coelenteraten. Wel vermelden Hesse en Doflein (1914) nog meerdere symbioses van hydroïden bijv. met een spons en met een hoornkoraal, waarbij de hoornkoraalpoliep steeds omgeven is door een krans van hydroïdpoliepen. Ook blijken twee hydroïden (*Hebella calcarata* en *Sertularia corniculata*) een gemeenschappelijke kolonie op te bouwen, waarbij poliepen van de ene soort steeds volgens een vast patroon tussen die van de andere passen. De overgang naar parasitisme komt ook voor: de hydroïde *Lafolia dispolians* groeit in de hydroïde *Sertularia* en verdringt de poliepen van deze soort uit hun theca om er zelf in te kruipen.

Conclusie

De hechte associatie van de bryozoe *Celleporaria palmata* Michelin en het koraal *Cryptangia woodii* Milne-Edwards & Haime, reeds lang bekend uit diverse Neogene afzettingen in Europa, kan gezien worden als een mutualistische symbiose. De bryozoe geniet bescherming van het koraal, terwijl het koraal voor zijn voedsel profiteert van de waterstromingen opgewekt door de bryozoe. Mogelijk is ook de associatie beter in staat zich op vast substraat te handhaven dan het koraal en bryozoe ieder afzonderlijk.

Dankwoord

Een woord van dank aan F.K. McKinney (Appalachian State University, Boone, NC) en H. Ristedt (Universität Bonn) voor het beschikbaar stellen van illustraties van door hen beschreven symbioses (respectievelijk fig. 1 en 3) en aan R.P.D. Aggenbach (NIOZ, Texel) voor het vervaardigen van een serie foto's van de *Celleporaria - Cryptangia symbiose*.



GEOVARIA

H. Huisman

Planeet Pluto bezit atmosfeer

Het wordt steeds aannemelijker dat de verst van de Zon verwijderde planeet Pluto een atmosfeer bezit. Tijdens de passage voor een ster langs zag men dat de helderheid van deze ster niet plotseling afnam, zoals dat wel bij de Maan het geval is. Bekend is dat deze geen atmosfeer heeft. Voordat de eigenlijke bedekking van de ster door

Summary

The long known Neogene intergrowth of the bryozoan *Celleporaria palmata* (Michelin) and the coral *Cryptangia woodii* Milne-Edwards & Haime is described as a mutualistic symbiosis. The coral gives protection to the bryozoan and profits itself from food-currents originated by the bryozoan. Moreover, the association may be a better competitor for space on hard substrates. This mutualistic association is comparable to that described by McKinney et al. (1990) for a Devonian intergrowth of the bryozoan *Leioclema* and the coral *Aulopora*.

Adres van de auteur:

Waterweg 12,
1791 LH Den Burg, Texel.

Literatuur

- Bishop, J.D.D. & P.J. Hayward, 1989. SEM Atlas of type and figured material from Robert Lagaaij's 'The Pliocene Bryozoa of the Low Countries' (1952). Meded. Rijks. Geol. Dienst, 43(2), 1-64.
- Buge, E., 1957. Les bryozoaires du Néogène de l'ouest de la France et leur signification stratigraphique et paléobiologique. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., N.S.(C)6, 1-435.
- Cadée, G.C., 1991. Carapaces of *Carcinas mae-nas* as a substrate for encrusting organisms. Proc. 8th Intern. Bryozool. Assoc. Paris (in druk).
- Conway Morris, S., 1989. Parasitism. In: D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (eds.), Palaeobiology a synthesis, 376-381. Blackwell, Oxford.
- Dales, R.P., 1957. Commensalism. Geol. Soc. Amer. Memoir 67(1), 391-412.
- Hastings, A.B., 1930. On the association of a gymnoblastic hydroid (*Zanclaea protecta* sp. n.) with various cheilostomatous Polyzoa from the tropical E. Pacific. Ann. Mag. nat. Hist. 5, 552-560.

- Hastings, A.B., 1932. The Polyzoa with a note on an associated hydroid. Scientific Reports Great Barrier Reef Exped. 4(12), 399-458.
- Hesse, R. & F. Doflein, 1914. Tierbau und Tierleben II, Das Tier als Glied des Naturganzen. Teubner, Leipzig, XV + 960 pp.
- Jackson, J.B.C., 1977. Competition on marine hard substrata; the adaptive significance of solitary and colonial strategies. Am. Naturalist, 111, 743-767.
- Keeton, W.T., 1972. Biological Science. 2nd ed. Norton, New York, 888 p.
- Lagaaij, R., 1952. The Pliocene Bryozoa of the Low Countries. Meded. Geol. Stichting, Serie C-V, 5, 1-233.
- McKinney, F.K., T.W. Broadhead & M.A. Gibson, 1990. Coral-bryozoan mutualism: structural innovation and greater resource exploitation. Science 248, 466-468.
- Michelin, H., 1841-1848. Iconographie zoophytologique. Description des polypiers fossiles de France. Bertrand, Paris, 6 vols. 348 p, 79 pls.
- Milne-Edwards, H. & J. Haime, 1850. A monograph of the British fossil corals. Mon. Palaeont. Soc. London 3, 1-LXXXV, 1-72.
- Muscantine, L. & J.W. Porter, 1977. Reef corals: mutualistic symbiose adaptation to nutrient-poor environments. Bioscience, 27, 454-460.
- Osman, R.W. & J.A. Haugness, 1981. Mutualism among sessile invertebrates: a mediator of competition and predation. Science, 211, 846-848.
- Ristedt, H. & H. Schuhmacher, 1985. The bryozoan *Rhynchozoon larreyi* (Audouin, 1826) - a successful competitor in coral reef communities of the Red Sea. Marine Ecology 6, 167-179.
- Shrock, R.R. & W.H. Twenhofel, 1953. Principles of invertebrate paleontology. McGraw-Hill, New York, XX + 816 p.
- Verwey, J., 1930. Coral reef studies. I. The symbiosis between damselfishes and sea anemones in Batavia Bay. Treubia 12, 305-366.
- Yonge, C.M., 1957. Symbiosis. Geol. Soc. Amer. Memoir 67(1), 429-442.

Pluto plaats vond begon diens helderheid af te nemen, terwijl het ook even duurde voordat de ster zijn volle helderheid weer bereikte. Dat Pluto iets van een atmosfeer moest bezitten was al sinds 1981 bekend. Onderzoekers van de Universiteit van Arizona toonden toen langs spectroscopische weg de aanwezigheid van methaan aan. Dit werd in 1987 nog eens door de infraroodsatelliet IRAS bevestigd, toen waarnemingen van deze satelliet gedaan in 1983 onderzocht werden. De recente sterbedekking was zichtbaar in het gebied van de Stille Oceaan en werd waargenomen

door verschillende groepen astronomen, waaronder veel amateurs in Australië en Nieuw-Zeeland. De bedekking werd ook gevolgd vanuit de vliegende sterrewacht Kuiper Airborne Observatory op 5500 km zuidelijk van Hawaï. Het is nu nog zaak de dichtheid en de dikte van de atmosfeer rond Pluto te bepalen. Een aardige bijkomstigheid is dat door genoemde sterbedekking de diameter van Pluto nog nauwkeuriger kan worden bepaald.

New Scientist

