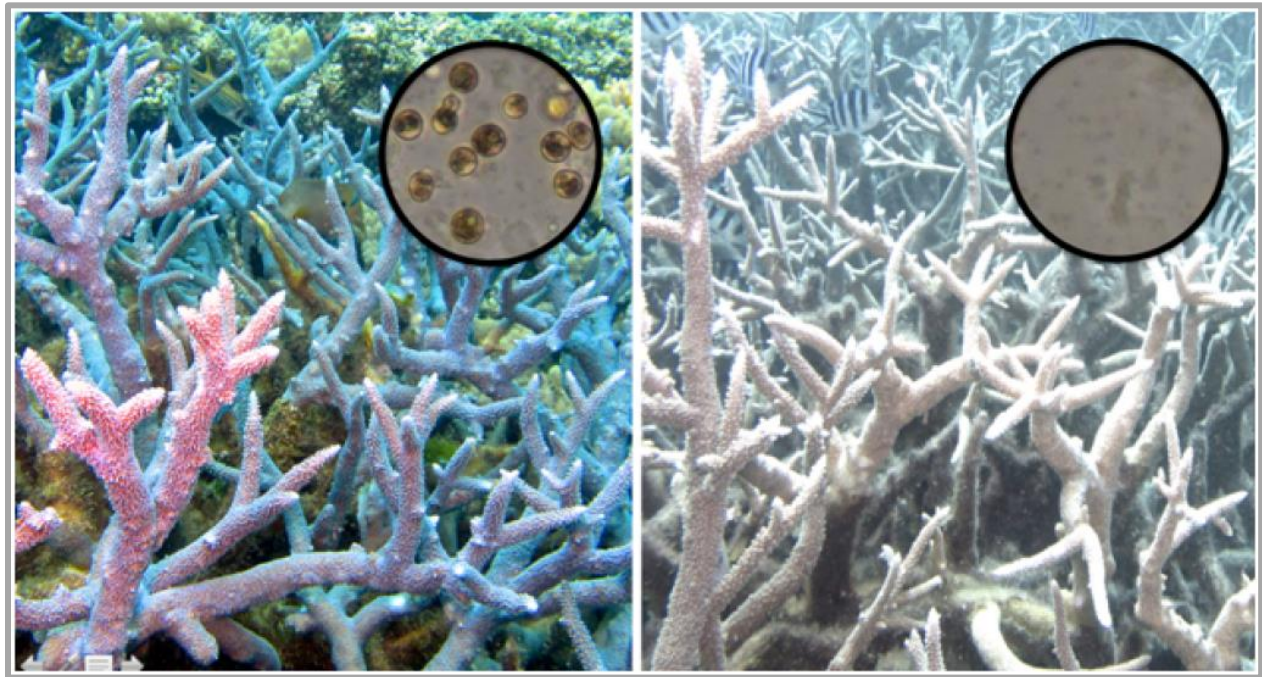


De achteruitgang van koraalriffen

Het effect van het versterkte broeikaseffect op de populatiegrootte van koralen met symbiotisch *Symbiodinium*



Figuur 1. Gezond koraal (links) met aanwezigheid van *Symbiodinium*-algen en gebleekt koraal (rechts) zonder *Symbiodinium*-algen. De aan- en afwezigheid van *Symbiodinium*-algen is in de cirkels weergegeven (Levin, 2016).

AUTEUR: DIANE KROP

VAKCODE: EN-BI-VAKW

BEGELEIDENDE DOCENT: TERESA PEDRO GOMES

DATUM: 22-01-2021

SAMENVATTING

Scleractinische koralen met endosymbiotisch *Symbiodinium* zijn de dominante soort van tropische koraalriffen. Deze koraalriffen vormen de habitat voor ongeveer 25% van de mariene soorten op Aarde. Ook voor de mens zijn koraalriffen van groot belang voor voedsel, toerisme en voor de economie. De laatste twee tot drie decennia is achteruitgang van veel koraalrifsystemen over de hele wereld waargenomen en wordt het voortbestaan van deze riffen bedreigd door de klimaatverandering. Deze klimaatverandering wordt veroorzaakt door antropogene activiteiten waarbij het versterkte broeikaseffect zorgt voor opwarming en verzuring van de oceanen. In deze literatuurstudie is onderzocht wat het versterkte broeikaseffect precies is en welke invloed het heeft op koraal met endosymbiotisch *Symbiodinium*. Het versterkte broeikaseffect zorgt voor opwarming en verzuring van de oceanen. Het resultaat van de opwarming is thermische stress, dat kan leiden tot afbraak van de symbiose tussen koraal en de algen, die essentieel is voor het functioneren van koraalriffen. Door verzuring worden de koralen poreuzer waardoor ze bij ernstige aantasting geen goed habitat meer vormen voor de endosymbionte alg. Door de klimaatverandering wordt de mutualistische samenwerking verstoord, wat kan leiden tot het verlies van deze endosymbionten. Het koraal wordt hierdoor gebleekt. In deze literatuurstudie wordt verder ingegaan op de oorzaken en de effecten van het versterkte broeikaseffect en wat dit voor betekenis heeft voor dit belangrijke ecosysteem in mariene wateren. Het zal duidelijk maken dat we in een vicieuze cirkel zijn beland en dat als de mondiale voorspellingen met betrekking tot klimaatverandering juist zijn, dit grote impact zal hebben op het leven van de mensheid.

INHOUDSOPGAVE

Samenvatting	1
Inleiding	4
1. Het broeikaseffect	6
1.1 Het natuurlijke broeikaseffect	6
1.2 Broeikasgassen	6
1.2.1 Waterdamp (H ₂ O (g))	7
1.2.2 Koolstofdioxide (CO ₂)	7
1.2.3 Methaan (CH ₄)	8
1.2.4 Distikstofoxide (N ₂ O)	9
1.3 Versterkte broeikaseffect	10
1.3.1 Klimaatverandering	12
1.3.2 Toenemende atmosferische koolstofdioxidegehalten	12
1.3.3 Toenemende atmosferische methaangehalten	13
1.3.4 Toenemende atmosferische distikstofoxidegehalten	13
1.4. Het effect op oceanen	14
1.4.1 Verzuring van oceanen	14
1.4.2 Het effect van verzuring op het koraalskelet	15
2. Koraal	18
2.1. Koraal	18
2.1.1 Het lichaamsplan	18
2.1.2 Calcificatie	20
2.2 Indeling en taxonomie	20
2.3 Biotoop en habitat	21
2.3.1 Koraalriffen	22
2.4. Levenscyclus en reproductie	23
2.4.1 Geslachtelijke voortplanting	24
2.4.2 Ongeslachtelijke voortplanting	25
2.4.3 De invloed van het versterkte broeikaseffect	26
3. Symbiodinium	27
3.1 Dinoflagellate micro-algen	27
3.1.1 Clades	27
3.2 Koraal-Symbiodinium symbiose	28
3.2.1 Endosymbiose	28
3.2.2 De actieve rol van koraal bij fotosynthese	30
3.3 Koraalbleking	32
3.3.1 Hittestress	33
3.3.2 Het gevolg voor het ecosysteem	36

Conclusie	38
Discussie	41
Bronvermelding	43

INLEIDING

Scleractinische koralen die mutualistische associaties aangaan met *Symbiodinium*-algen, bouwen koraalriffen dichtbij eilanden en langs de randen van sommige continenten, in tropische oceanen. Hoewel deze koraalriffen slechts minder dan 0,1% van het aardoppervlak beslaan, vormen ze de habitat voor ongeveer 25% van de mariene soorten op aarde. Ze bieden essentiële habitats en andere belangrijke hulpbronnen voor een zeer groot aantal organismen waaronder vissen, sponzen, octopussen, kreeftachtigen, wormen, tweekleppige weekdieren, slakken, zeesterren en zee-egels. De biologische diversiteit van deze warm water koraalriffen wordt geschat op ongeveer 1-9 miljoen soorten, die in en rond de koraalriffen leven. Deze ecosystemen bestaan ongeveer 240 miljoen jaar en individuele riffen kunnen duizenden jaren stabiel zijn. De laatste twee tot drie decennia hebben we echter de achteruitgang van veel koraalrifsystemen over de hele wereld waargenomen. Onderhevig aan verschillende stressfactoren worden er duidelijke veranderingen waargenomen in de samenstelling van deze bentische gemeenschap (Blackall et al., 2015; Campbell et al., 2018; Heenan et al., 2016; Hoegh-Guldberg et al., 2017; Lough et al., 2018; Madigan et al., 2018;).

Ook voor de mens zijn koraalriffen van groot belang. Veel mensen op Aarde zijn afhankelijk van het voedsel dat de zee biedt, waarbij de koraalriffen een grote rol spelen. Koraalriffen zijn de ‘kraamkamers’ van ontelbare vissoorten en andere zeedieren en bieden voedsel en schuilplaatsen. Bovendien bezoeken vele toeristen jaarlijks bekende koraalriffen zoals het Great Barrier Reef. Koraalriffen zijn belangrijke toeristische trekpleisters waardoor het ook van economisch belang is dat deze ecosystemen blijven voortbestaan (Madigan et al., 2018). Het voortbestaan van deze riffen wordt echter bedreigd door het klimaat dat de laatste decennia in een rap tempo verandert, waarbij het versterkte broeikaseffect zorgt voor verschillende milieuproblemen (Heron et al., 2016). De mens is op dit moment de dominante soort die de structuur en functie van deze belangrijke ecosystemen negatief beïnvloedt door het veroorzaken van dit versterkte broeikaseffect, dat ook wel de ‘opwarming van de Aarde’ wordt genoemd. Het wordt veroorzaakt door snel stijgende broeikasgasconcentraties en kunnen onomkeerbare ecologische veranderingen in oceaansystemen teweeg brengen. Het resultaat is thermische stress dat kan leiden tot afbraak van de symbiose tussen koraal en algen, die essentieel is voor het functioneren van koraalriffen (Heron et al., 2016; Lough et al., 2018). (Blackall et al., 2015; Madigan et al., 2018).

In deze literatuurstudie wordt onderzocht wat het versterkte broeikaseffect precies is en welke invloed het heeft op koraal met endosymbiotisch *Symbiodinium*. Andere klimaateffecten, vervuiling, menselijke activiteiten en de interactie met andere micro-organismen en organismen zullen niet meegenomen worden in dit onderzoek. De doelstelling van dit onderzoek is dan ook om te achterhalen welk het effect het versterkte broeikaseffect heeft op koralen die in symbiose leven met *Symbiodinium*. Daarbij is de volgende onderzoeksvraag opgesteld:

Wat is het effect van het versterkte broeikaseffect op de populatiegrootte van koralen met symbiotisch *Symbiodinium*?

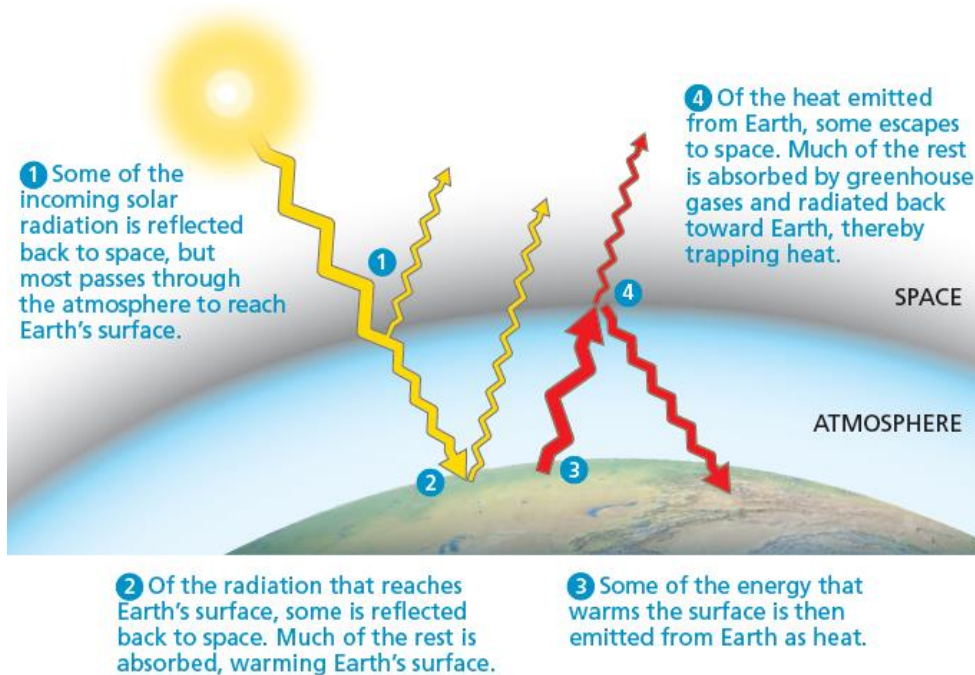
Bij deze onderzoeksvraag horen de volgende deelvragen:

1. Wat is het versterkte broeikaseffect?
2. Wat voor dier is koraal?
3. Wat zijn *Symbiodinium* algen?
4. Wat is de relatie tussen koraal en *Symbiodinium*?
5. Wat is het verschil in populatiegrootte in het verleden en nu?

1. HET BROEIKASEFFECT

1.1 Het natuurlijke broeikaseffect

De Aarde waarop wij leven wordt verwarmd door de zon. Een deel van de zonnestraling die de Aarde bereikt wordt weer naar de ruimte teruggekaatst als infrarode straling. Broeikasgassen zoals koolstofdioxide, methaan en waterdamp, die van nature in de atmosfeer aanwezig zijn, zorgen ervoor dat een groot deel van deze infrarode straling geabsorbeerd wordt door het te onderscheppen. Zo wordt de meeste straling weer terug gestraald naar de Aarde. Dit proces wordt het broeikaseffect genoemd (figuur 2) en zorgt ervoor dat het op Aarde gemiddeld 15 °C is. Als dit broeikaseffect niet zou bestaan dan zou het op Aarde gemiddeld 18 °C zijn, waardoor het leven er op Aarde heel anders uit zou zien. De broeikasgassen zorgen er dus voor dat de gemiddelde temperatuur op Aarde stijgt (Campbell et al., 2018; Milieu Centraal, z.d.).



Figuur 2. Het broeikaseffect. Koolstofdioxide en andere broeikasgassen in de atmosfeer absorberen warmte die wordt uitgestraald vanaf het aardoppervlak en stralen dan veel van die warmte terug naar de aarde. Afbeelding overgenomen van Campbell et als, 2018.

1.2 Broeikasgassen

De atmosfeer, ook wel de dampkring genoemd, bestaat uit voor het grootste gedeelte uit een mengsel van verschillende gassen. Al deze gassen samen noemen wij lucht. Daarnaast komen er ook nog aerosolen in de lucht voor. Dit zijn de vloeibare of vaste deeltjes die in een gas aanwezig kunnen zijn, ook wel fijnstof genoemd (KMI, z.d.).

De atmosfeer bestaat voor ongeveer 78% uit stikstofgas (N_2), 21% uit zuurstofgas (O_2) en voor ongeveer 0,1% tot 5% uit waterdamp (H_2O (g)). Het percentage waterdamp is vooral

afhankelijk van de locatie. In lucht van de woestijn is minder waterdamp aanwezig dan boven de oceaan. Daarnaast neemt Argon (Ar) 0,9% in en koolstofdioxide (CO₂) ongeveer 0,03%. De overige gassen zijn onder andere, neon (Ne), ammoniak (NH₃), ozon (O₃), methaan (CH₄), koolstofmonoxide (CO), helium (He) en distikstofoxide (N₂O). Ongeveer 0,4 % van deze gassen zijn broeikasgassen (KMI, z.d.). Broeikasgassen houden de warmte in de atmosfeer vast. Deze natuurlijke broeikasgassen zijn van nature in de atmosfeer aanwezig. Door antropogene activiteiten nemen de concentraties broeikasgassen van koolstofdioxide, methaan en distikstofoxide in de atmosfeer toe, waardoor ons klimaat verandert (EPA, 2020; KMI, z.d.).

1.2.1 Waterdamp (H₂O (g))

Twee derde van alle broeikasgassen is waterdamp, dat bestaat uit twee atomen waterstof en één atoom zuurstof. Waterdamp is een zeer belangrijk broeikasgas. Dit gas is het meest voorkomende broeikasgas en het versterkt het effect van andere broeikasgassen. Als de temperatuur stijgt door de stijging van het gehalte andere broeikasgassen, dan verdampt er meer water waardoor er meer waterdamp in de atmosfeer komt. Doordat waterdamp - net als alle andere broeikasgassen - infrarode straling absorbeert (1.1), wordt er meer warmte vastgehouden in de atmosfeer waardoor de temperatuur nog meer stijgt. Door deze stijging zal er nog meer water verdampen en zo ontstaat een vicieuze cirkel. Mensen kunnen de hoeveelheid waterdamp in de atmosfeer niet zelf laten afnemen. Wel kan er iets gedaan worden aan het gehalte andere broeikasgassen waardoor er uiteindelijk minder water zal verdampen (Campbell et al., 2018; KNMI, z.d.; Milieu Centraal, z.d.).

1.2.2 Koolstofdioxide (CO₂)

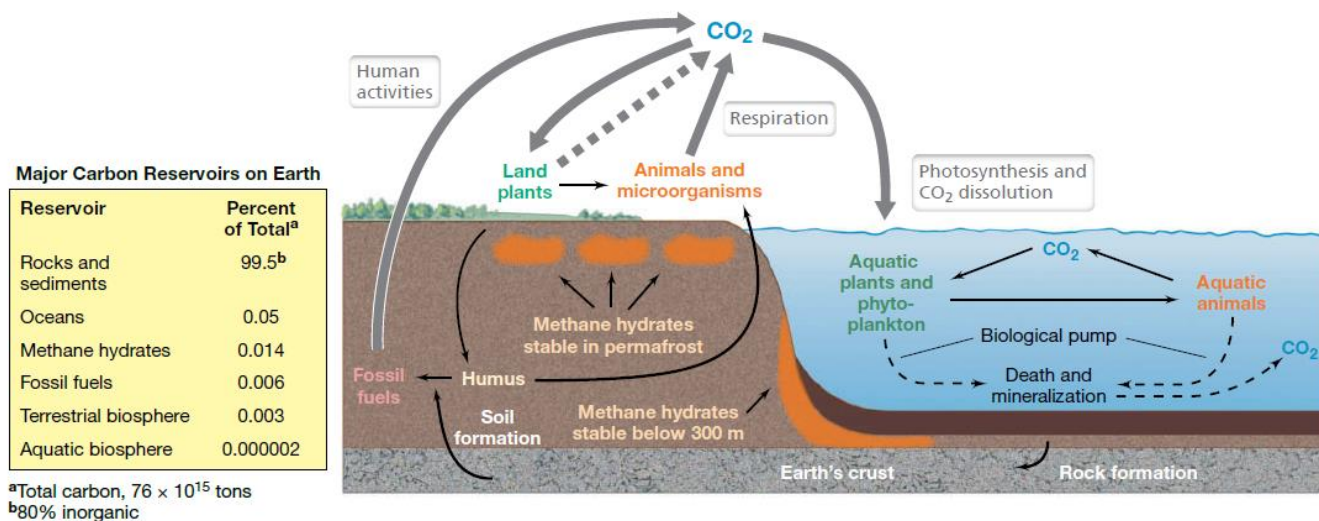
Koolstofdioxide is een atmosferisch broeikasgas waarbij het koolstof atoom gebonden is aan twee zuurstofatomen. Op Aarde komt koolstof ook in vaste vorm voor, vooral in sedimenten en gesteenten van de aardkorst (figuur 3). De snelheid waarmee sedimenten en gesteenten uiteenvallen en koolstof, als koolstofdioxide, in de atmosfeer terecht komt is onbeduidend langzaam. Een grote hoeveelheid koolstof wordt ook aangetroffen in terrestrische planten. Dit is de organische koolstof die we aantreffen in levende fototrofe organismen. In dood organisch materiaal is echter meer koolstof aanwezig. Dit dode organische materiaal wordt humus genoemd en is een complex mengsel van organische materialen, die afkomstig zijn van afgestorven planten en micro-organismen (Madigan et al., 2018).

Koolstofdioxide wordt voornamelijk uit de atmosfeer verwijderd door fotosynthetische activiteiten van landplanten en mariene micro-organismen. Het wordt weer terug de atmosfeer in gebracht door ademhaling van dieren en chemo-organotrofe micro-organismen (figuur 3). De belangrijkste natuurlijke bijdrage van koolstofdioxide aan de atmosfeer is de microbiële afbraak van dood organisch materiaal. Door de wereldwijde industriële revolutie, die rond 1750 begon, hebben antropogene activiteiten de atmosferische koolstofdioxidegehalten echter met bijna 40% verhoogd. Dit is voornamelijk gebeurt door de verbranding van fossiele brandstoffen, die in de loop van miljoenen jaren zijn ontstaan uit resten van plantaardig en dierlijk materiaal.

Bij het verbranden van deze fossiele brandstoffen komt koolstofdioxide vrij (Campbell et al., 2018; Madigan et al., 2018).

De koolstofcyclus

Koolstof is essentieel voor het leven op Aarde en wordt vervoerd door micro-organismen en macro-organismen. Wereldwijd circuleert koolstof als koolstofdioxide door alle grote koolstofreservoirs van de aarde: sedimenten en gesteenten, zoute- en zoete wateren, het land, fossiele brandstoffen, biomassa en de atmosfeer (figuur 3) (Madigan et al., 2018).



Figuur 3. De koolstofcyclus. Koolstof circuleert als koolstofdioxide door alle grote koolstofreservoirs van de aarde. De bijgevoegde tabel laat zien dat het grootste koolstofreservoir zich in gesteenten en sedimenten bevindt. Het meeste hiervan is in de vorm van anorganisch koolstof. Afbeelding overgenomen van Madigan et al., 2018.

Fototrofe organismen vormen de basis van de koolstofcyclus doordat de meeste organische verbindingen hun oorsprong vinden in fotosynthese. Planten zijn de dominante fototrofe organismen van terrestrische omgevingen en fototrofe micro-organismen domineren in aquatische omgevingen. Het meeste koolstofdioxide dat wordt geproduceerd door aerobe en anaerobe ademhaling is van microbiële oorsprong. Als organismen dood gaan dan worden deze dode organische verbindingen afgebroken tot koolstofdioxide en methaan (figuur 3) (Campbell et al., 2018; Madigan et al., 2018).

1.2.3 Methaan (CH₄)

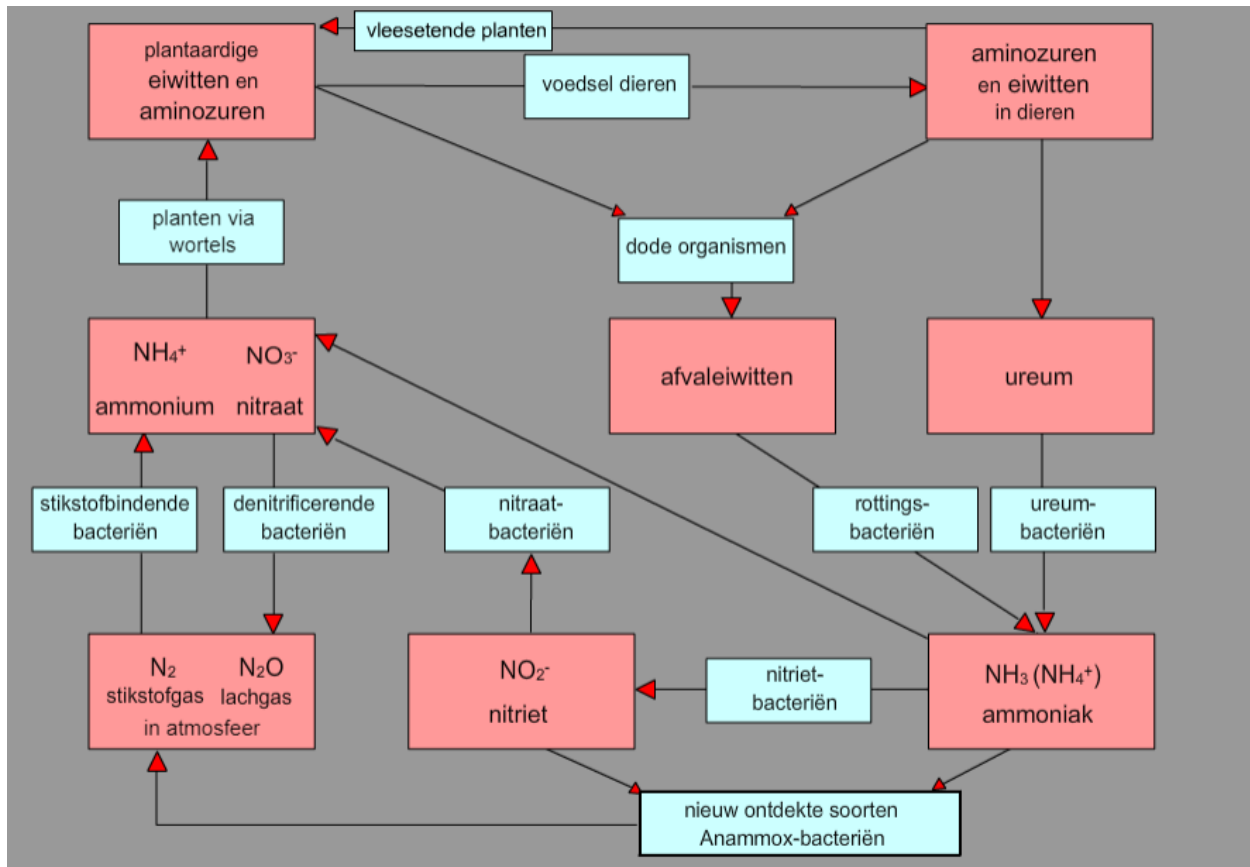
Methaan is een organische verbinding tussen een koolstofatoom en vier atomen waterstof. Het wordt geproduceerd door methanogenen micro-organismen in anoxische omgevingen door de reductie van koolstofdioxide met waterstof of door de splitsing van acetaat in methaan en koolstofdioxide. Elke van nature voorkomende organische verbinding kan echter uiteindelijk worden omgezet worden in methaan door methanogenen en verschillende fermentatieve

bacteriën. Methaan geproduceerd in anoxische omgevingen is onoplosbaar en diffundeert meestal snel naar toxische omgevingen waar het wordt afgegeven aan de atmosfeer of wordt geoxideerd tot koolstofdioxide door methanotrofen (Figuur 3) (Madigan et al., 2018).

In de atmosfeer is minder methaan aanwezig dan koolstofdioxide, maar het is wel een krachtiger broeikasgas. Het is twintig keer effectiever in het vasthouden van warmte dan koolstofdioxide. Niet al het natuurlijk geproduceerde methaan komt in de atmosfeer terecht. Grote hoeveelheden methaan die voornamelijk afkomstig is van microbiële activiteiten in het verleden, zijn opgeslagen in de grond of onder mariene sedimenten methaanhidraten, ook wel methaanijs genoemd (figuur 3). Methaanhidraten zijn moleculen van bevroren methaan en worden gevormd wanneer er voldoende methaan aanwezig is in omgevingen met hoge druk en lage temperatuur. Dit komt voor in mariene sedimenten en onder de permafrost in het noordpoolgebied (Figuur 3) (Madigan et al., 2018).

1.2.4 Distikstofoxide (N₂O)

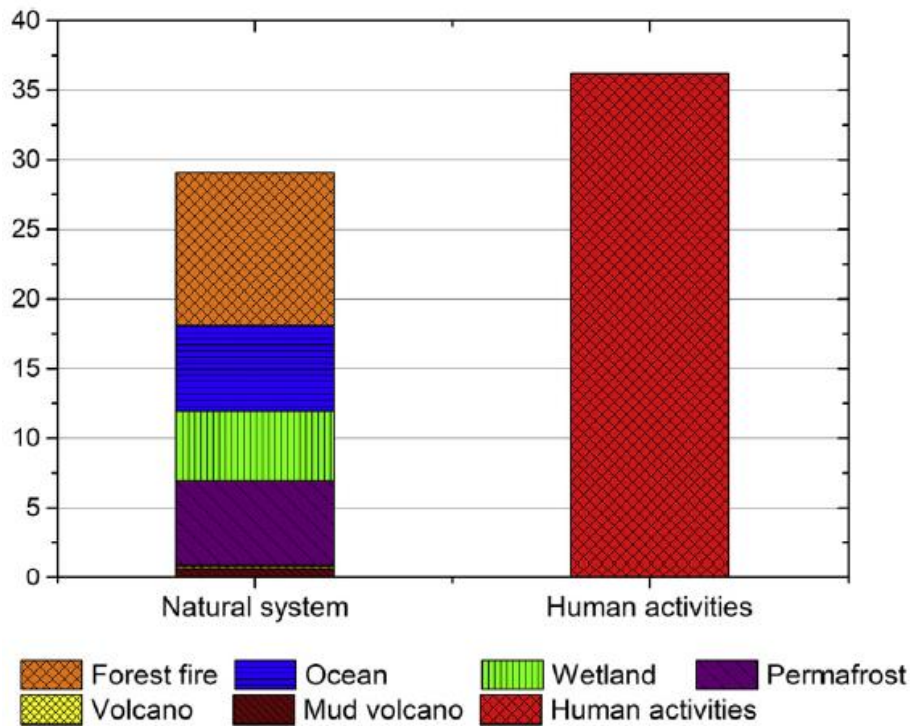
Stikstofoxide, in de volksmond ook wel lachgas genoemd, is een verbinding tussen twee atomen stikstof, ook wel stikstofgas genoemd, en zuurstof. Stikstofgas (N₂) is de meest stabiele vorm van stikstof (N) en is een belangrijk reservoir voor de stikstof op Aarde. Een heel klein aantal archaea en bacteriën kunnen stikstofgas gebruiken voor stikstoffixatie. Stikstoffixatie ($\text{N}_2 + 8 \text{H} \rightarrow 2 \text{NH}_3 + \text{H}_2$) is de reductie van stikstofgas (N₂) tot ammoniak (NH₃) of ammonium (NH₄). De stikstof die op Aarde wordt gerecycled (figuur 4), is meestal stikstof in een combinatie met een ander element zoals nitraat (NO₃⁻) of ammoniak (NH₃). De reductie van nitraat tot gasvormige stikstofverbindingen door bacteriën wordt denitrificatie genoemd. Hierdoor ontstaat stikstofgas, stikstofmonoxide (NO) of distikstofoxide. Wereldwijd vormt ammoniak ongeveer 15% van de stikstof die aan de atmosfeer wordt afgegeven. Distikstofoxide komt vooral in de atmosfeer terecht door stikstofhoudende dierlijke meststoffen of kunstmest, maar ook door verbranding van fossiele brandstoffen. Het is een zeer sterk broeikasgas dat zeer veel warmte kan vasthouden. Tweehonderdvijfenzestig kilo koolstofdioxide heeft hetzelfde effect als 1 kilo distikstofoxide (Madigan et al., 2018).



Figuur 4. De stikstofcyclus. Stikstof dat in de atmosfeer aanwezig is als stikstofgas, ammoniak of distikstofoxide (lachgas) circuleert als het element stikstof (N) door alle ecosystemen van de Aarde. Afbeelding overgenomen van Bioplek.org (Scholte, 2006).

1.3 Versterkte broeikaseffect

Door antropogene activiteiten komen er meer broeikasgassen in de atmosfeer terecht (figuur 4) waardoor er meer warmte van zonnestraling wordt vastgehouden. Hierdoor stijgt de temperatuur op Aarde. Sinds de industriële revolutie is het atmosferische koolstofdioxidegehalte met bijna 40% gestegen, voornamelijk door de verbranding van de fossiele brandstoffen aardolie, steenkool en aardgas. Deze brandstoffen zijn afkomstig van fossielen die miljoenen jaren geleden zijn ontstaan. Bij verbranding van deze fossielen komt koolstof in de vorm van het broeikasgas koolstofdioxide vrij waardoor het koolstofdioxidegehalte in de atmosfeer stijgt. Deze stijging heeft een periode in gang gezet van gestaag stijgende mondiale temperaturen, die we ook wel de opwarming van de aarde noemen. Koolstofdioxide levert voor meer dan 50%, de belangrijkste bijdrage aan dit versterkte broeikaseffect. Methaan is verantwoordelijk voor 16%. Sinds 1900 is de Aarde met gemiddeld $0,9^\circ C$ opgewarmd. Gezien de huidige snelheid van het toevoegen van koolstofdioxide en andere broeikasgassen aan de atmosfeer voorspellen mondiale modellen een extra stijging van minstens $3^\circ C$ tegen het einde van de 21e eeuw (Campbell et al., 2018; Fawzy et al., 2020; Madigan et al., 2018; Milieu Centraal, z.d.).



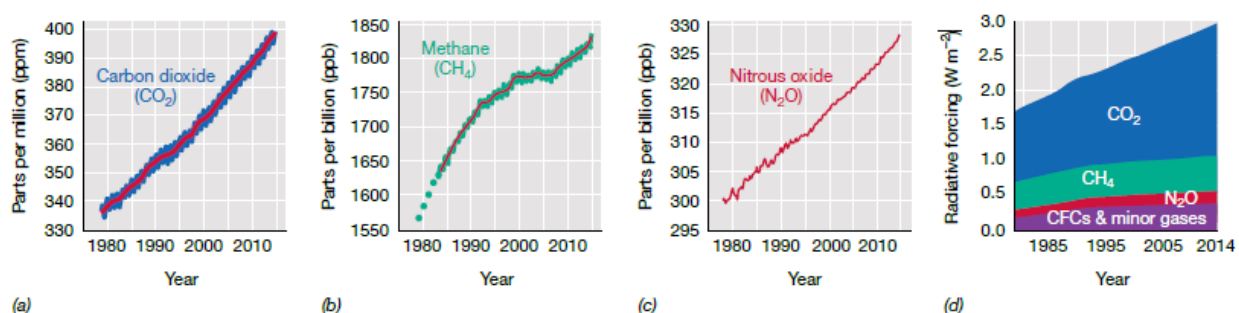
Figuur 4. De uitstoot van broeikasgassen door natuurlijke systemen en menselijke activiteiten.

Afbeelding overgenomen van Yue en Gao, 2018.

De belangrijkste bronnen van deze emissies zijn niet alleen antropogene activiteiten, maar ook natuurlijke systemen die vaak door menselijke activiteiten in gang worden gezet. Natuurlijke systemen omvatten bosbranden, permafrost, aardbevingen, vulkanen, moddervulkanen, oceanen, en wetlands. Antropogene activiteiten houden voornamelijk verband met energieproductie en industriële activiteiten die verband hebben met landgebruik, bosbouw en verandering in landgebruik, maar kunnen ook verantwoordelijk zijn voor bosbranden, de smelting van permafrost en aardbevingen (Fawzy et al., 2020; Yue & Gao, 2018). Yue en Gao (2018) analyseerden de mondiale uitstoot van broeikasgassen door natuurlijke systemen en antropogene activiteiten en concludeerden dat het natuurlijke systeem van de Aarde als zelf balancerend kan worden beschouwd en dat antropogene emissies dit systeem extra onder druk zetten.

Atmosferische concentraties van broeikasgassen nemen snel toe als gevolg van menselijke activiteiten (figuur 4). De verandering in het opwarmingsvermogen van de Aarde door de toevoeging van deze gassen aan de atmosfeer wordt uitgedrukt als stralingsforcering. Stralingsforcering is het verschil tussen de energie van zonlicht die door de aarde wordt geabsorbeerd en de energie die terug naar de ruimte wordt uitgestraald. Dit wordt gemeten in watt per vierkante meter aardoppervlak (W/m^2) (Figuur 5). Stralingsforcering wordt gebruikt om de jaarlijkse broeikasgasindex (AGGI: Annual Greenhouse Gas Index) te berekenen. In 2014 bedroeg de AGGI 1,36, wat een toename van de stralingsforcering is van 36% sinds 1990 (Fawzy et al., 2020; Madigan., 2018).

Klimaatmodellen bevatten zowel de waarden van stralingsforcering als de atmosferische levensduur van de belangrijkste broeikasgassen. Distikstofoxide heeft per molecuul een grotere stralingsforcering van 206 keer en methaan 58 keer ten opzichte van koolstofdioxide. Maar omdat deze broeikasgassen in veel lagere concentraties aanwezig zijn in de atmosfeer dragen ze minder bij aan de opwarming dan koolstofdioxide (Figuur 5d). Koolstofdioxide levert qua snelheid van toename en qua hoeveelheid de grootste bijdrage aan de AGGI. De atmosferische levensduur van een molecuul koolstofdioxide wordt geschat op honderdtwintig jaar. De atmosferische levensduur van een molecuul distikstofoxide is ongeveer honderdvijftig jaar en van methaan tien jaar. Dit betekent dat als de broeikasgassen koolstofdioxide en distikstofoxide eenmaal aan de atmosfeer zijn toegevoegd, ze het klimaat op Aarde voor meer dan een eeuw zullen beïnvloeden (Madigan et al., 2018).



Figuur 5. De toenemende atmosferische concentraties van broeikasgassen en stralingsforcering in de afgelopen 35 jaar. Afbeelding overgenomen van Madigan et al., 2018.

1.3.1 Klimaatverandering

De verhoogde uitstoot van broeikasgassen door natuurlijke systemen en antropogene activiteiten veroorzaakt klimaatverandering. Klimaatverandering is een verandering in temperatuur, neerslag of een ander aspect van het mondiale klimaat die drie decennia of langer duurt. De klimaatverandering veroorzaakt door het versterkte broeikaseffect heeft nu al invloed op de verspreiding van honderden soorten organismen waardoor mondiale veranderingen van het klimaat een enorm effect hebben op de biosfeer. Organismen die niet of niet snel genoeg kunnen migreren naar gebieden met betere leefomstandigheden, zullen zonder hulp van mensen afnemen in populatiegrootte en mogelijk zelfs geheel uitgestorven raken (Campbell et al., 2018; Fawzy et al., 2020).

1.3.2 Toenemende atmosferische koolstofdioxidegehaltes

Antropogene activiteiten hebben grote effecten op de koolstofcyclus (figuur 3). De grootste oorzaak hiervan is de verbranding van de fossiele brandstoffen steenkool, aardolie en aardgas en de enorme ontbossing. Hierbij komen grote hoeveelheden koolstof vrij die als koolstofdioxide in de atmosfeer terecht komen. Deze antropogene activiteiten begonnen in de industriële revolutie

en wordt door de enorme menselijke invloed op deze nutriëntencyclus informeel aangeduid als een nieuw geologisch tijdperk: Het Antropoceen (Campbell et al., 2018; Madigan et al., 2018).

Bij de microbiële afbraak van dood organisch materiaal komt koolstofdioxide vrij in de atmosfeer. De koolstof in de permafrostzone is in de loop van duizenden jaren verzameld en afkomstig van gestorven planten en dieren. Het wordt geschat op 1300-1600 miljard ton. Dat is twee keer zoveel koolstof als momenteel in de atmosfeer aanwezig is. Geschat wordt dat 5–15% van de opgeslagen koolstof deze eeuw vrij zal komen. Naarmate de temperatuur stijgt, ontdooit de ondergrondse permafrost laag nabij de polen, waardoor enorme voorraden organische koolstof en methaan beschikbaar komen voor microbiële afbraak (Madigan et al., 2018).

1.3.3 Toenemende atmosferische methaangehaltes

Bij de ontbinding van plantaardig materiaal in een vochtige omgeving komt methaan vrij. De toename van methaangehaltes in de atmosfeer zijn veelal afkomstig veeteelt en landbouw. Herkauwers, zoals koeien en schapen, produceren methaan door darmgisting tijdens hun spijsvertering. Deze methaan wordt aan de atmosfeer afgegeven door hun adem en door het laten van boeren en scheten. Ook komt er bij het uitrijden van mesthopen, compostering van huishoudelijk afval, de verwerking van aardgas (fossiel methaan) en het verbouwen van rijst veel methaan vrij (Dienst Klimaatverandering, 2019; EPA, 2020).

Door de stijgende temperaturen kan methaan vrijkomen uit methaanhidraten door het ontdooien van de permafrost (Figuur 3). Methaanhidraten zijn moleculen van bevroren methaan en worden gevormd door microbiële activiteiten wanneer er voldoende methaan aanwezig is in omgevingen met hoge druk en lage temperatuur. Dit komt voor in mariene sedimenten en onder de permafrost in het noordpoolgebied. In de volksmond worden methaanhidraten ook wel methaanijs genoemd. Methaanhidraten in ondiepere kustsedimenten zijn gevoelig voor kleine temperatuurveranderingen en geven methaan af bij verhoging van de temperatuur. Tijdens verhoogde watertemperatuur kan methaan uit sedimenten opborrelen, ook wel methaانبellen genoemd. Het opborrelen van methaانبellen wordt al waargenomen als de watertemperatuur met 1 à 2 °C is gestegen. Als methaan vrijkomt uit hydraten door smeltende permafrost, kan de enorme voorraad organisch materiaal die vrijkomt te liggen, worden afgebroken door micro-organismen, wat leidt tot de vorming van nog meer methaan, ook wel methanogenese genoemd (Madigan et al., 2018).

1.3.4 Toenemende atmosferische distikstofoxidegehaltes

Denitrificatie, waarbij nitraat wordt omgezet in stikstofgas door bacteriën, is de belangrijkste manier waarop dit stikstofgas en distikstofoxide biologisch worden gevormd. Door androgene activiteiten zoals het bemesten van landbouw met nitraat komt er meer distikstofdioxide vrij in de atmosfeer. Als landbouwgrond wordt bemest met nitraat en daarna in de bodem zakt door zware regenval kan er een anoxische omstandigheid ontstaan, waardoor de denitrificatie

toeneemt. Ook neemt het gehalte distikstofoxide in de atmosfeer toe door het particuliere gebruik van dit ‘lachgas’, als drug (Medigan et al., 2018).

1.4. Het effect op oceanen

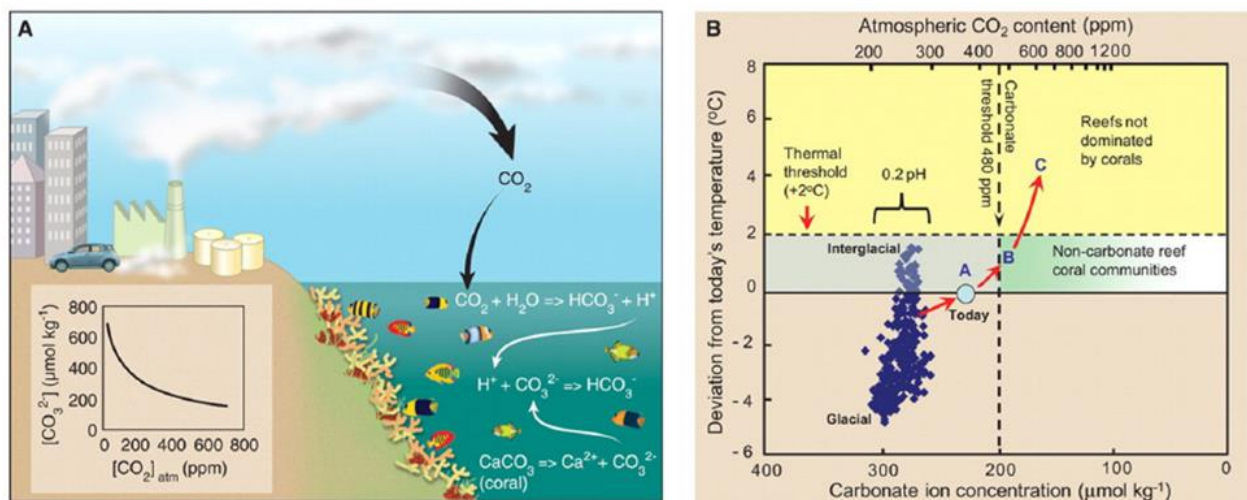
Het grootste deel van de toegevoegde energie van zonnestraling op Aarde wordt geabsorbeerd door de oceanen. Als gevolg hiervan is de gemiddelde temperatuur van de bovenste lagen van de oceaan in de afgelopen 100 jaar met 0,6 °C gestegen (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). Naast de temperatuur van de bovenste lagen van de oceaan, verandert de oceaanchemie ook als gevolg van de toenemende hoeveelheden atmosferische koolstofdioxide die de oceaan binnenkomt (Hoegh-Guldberg et al., 2017; IPCC & Bindoff et al., 2019).

71% van het aardoppervlak bestaat uit oceanen. Oceanen spelen een dominante rol bij het reguleren van het klimaat en zijn belangrijk voor het leven op Aarde zoals we dat nu kennen. Antropogene activiteiten die verantwoordelijk zijn voor het verhoogde broeikaseffect veroorzaken snelle mondiale veranderingen, op een schaal die vergelijkbaar is met omstandigheden uit het verleden die verhoogde uitstervingssnelheden en ineenstorting van ecosystemen veroorzaakten. Veel van deze veranderingen vinden al plaats in de oceanen van de wereld met waarschijnlijk ernstige gevolgen voor de komende decennia. De effecten van antropogene klimaatverandering in oceanen omvatten een veranderde voedselwebdynamiek, verminderde oceaانproductiviteit, veranderende soortenverspreiding, een grotere incidentie van ziekten en een vermindering van aan habitatvormende soorten zoals rif bouwende koralen. Klimaatverandering verandert duidelijk de ecosystemen van oceanen (Campbell et al., 2018; Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010; Madigan et al., 2018).

1.4.1 Verzuring van oceanen

Verzuring van oceanen is de afname van de pH van het water dat veroorzaakt wordt door de opname van antropogeen koolstofdioxide uit de atmosfeer. Meerdere onderzoeken laten zien dat de snelheid van de opname van atmosferische koolstofdioxide in oceanen de afgelopen twee decennia is blijven toenemen als reactie op de toenemende concentratie van koolstofdioxide in de atmosfeer. De opname van koolstofdioxide door de mariene wateren ligt tussen 20 en 30% van de totale antropogene emissies in de afgelopen twee decennia. Als koolstofdioxide door het mariene water wordt opgenomen, reageert het met het water waardoor waterstofcarbonaat (HCO_3^-) gevormd wordt: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$ (figuur 6). Door de opname van te veel atmosferisch koolstofdioxide wordt de concentratie waterstofionen in het water verhoogd en wordt de pH waarde van de oceanen steeds lager waardoor de oceanen verzuren en het natuurlijke proces wordt verstoord. Een afname van 0,1 pH eenheden veroorzaakt een toename van 26% in de concentratie van waterstofionen. De verzuring omvat een gestage afname van 0,02 pH eenheden per decennium in de afgelopen 30 jaar en een algehele afname sinds de pre-industriële periode van 0,1 pH eenheden. Deze veranderingen in pH hebben de stabiliteit van minerale vormen van calciumcarbonaat (CaCO_3) zoals aragoniet verminderd als gevolg van een

verlaging van de carbonaat-ionenconcentraties, in met name de hooggelegen gebieden van oceanen. Een vermindering van carbonaationen heeft effect op mariene organismen, zoals koralen die carbonaat gebruiken om hun kalkhoudende structuren op te bouwen (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010; Hoegh-Guldberg et al., 2017; IPCC & Bindoff et al., 2019).



Figuur 6. Antropogene koolstofdioxide emissies en het effect op koraal. Afbeelding A geeft verbanden aan tussen de opbouw van atmosferische koolstofdioxide het vertragen van koraalverkalking als gevolg van oceaanzuuring. Afbeelding B geeft de temperatuur, atmosferisch koolstofdioxide en de carbonaat-ionconcentraties aan, gereconstrueerd voor de afgelopen 420.000 jaar. De zuurgraad van de oceaan varieert met $\pm 0,1$ pH-eenheden over de afgelopen 420.000 jaar. Koraalrifscenario's worden aangeduid als A, B en C. De rode pijlen die naar het rechter bovenvak wijzen, geven het pad aan dat wordt gevolgd naar atmosferische koolstofdioxide van meer dan 500 ppm. De drempels voor grote veranderingen in koraalgemeenschappen zijn aangegeven voor thermische stress ($+2^\circ\text{C}$) en carbonaat-ionconcentraties waarbij de geschatte aragonietverzadiging gelijk is aan 480 ppm atmosferische koolstofdioxide (figuur 7) (Hoegh-Guldberg et al., 2017).

1.4.2 Het effect van verzuring op het koraalskelet

Waterstofcarbonaat vormt samen met een waterstofion diwaterstofcarbonaat, ook wel koolzuur genoemd. Diwaterstofcarbonaat vormt samen met in het mariene water aanwezige calcium calciumcarbonaat: $\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightleftharpoons \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O}$. De toename van waterstofionen in oceanen (veroorzaakt door de opname van antropogeen koolstofdioxide) veroorzaakt een chemische reactie, die de verzadigingstoestanden van calciumcarbonaat (CaCO_3) reduceert tot een niveau dat corrosief is voor koralen en andere schelpvormende mariene organismen. Mariene organismen zoals koraaldieren kunnen kalkachtige skeletten produceren na de vereenvoudigde reactie:

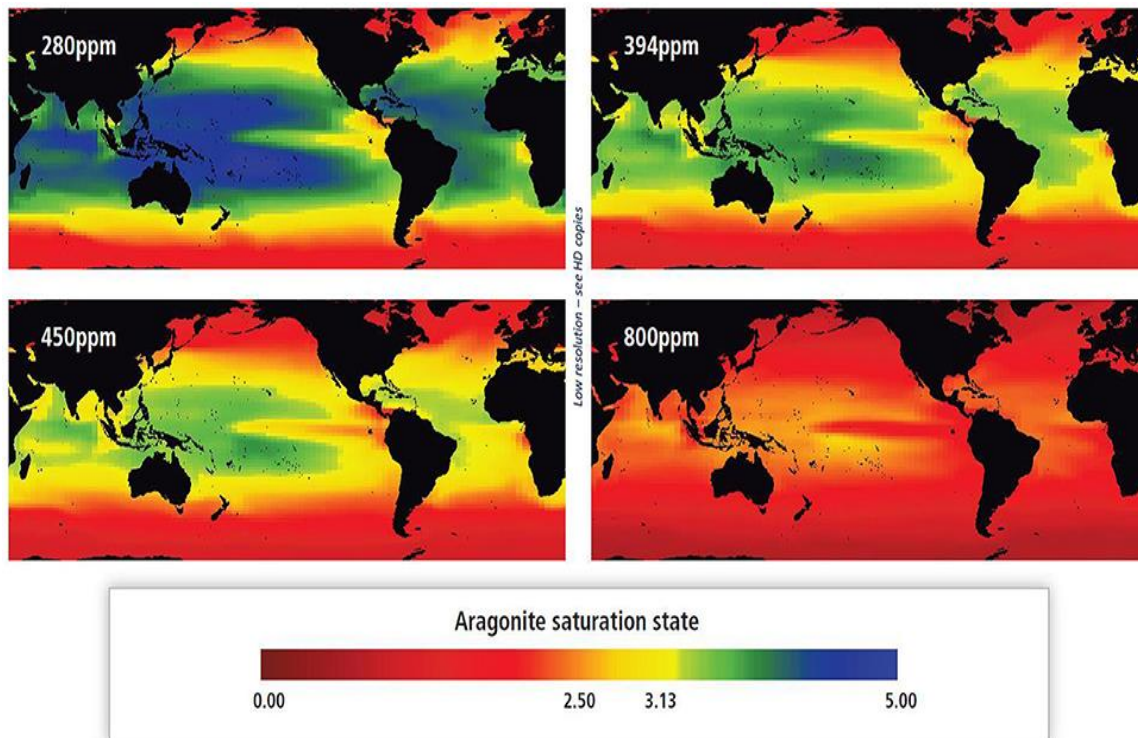
$\text{Ca}^{2+} + \text{CO}_3^{2-} \rightarrow \text{CaCO}_3$ (figuur 6). De pH van het water heeft effect op de balans van dit proces. Als de pH van het water lager is, dan zal er minder calciumcarbonaat gevormd worden. Verzuring van het mariene water leidt dus tot een verschuiving van het anorganische koolstofevenwicht naar hogere koolstofdioxideconcentraties en een lagere concentratie van carbonaationen (CO_3^{2-}). Door het constante zoutgehalte in oceanen is de calciumconcentratie

van nature vrij constant en hangt het verkalkingsproces voornamelijk af van de beschikbaarheid van carbonaationen. Het carbonaation is een van de bouwstenen van calciumcarbonaat (CaCO_3) (Gazeau et. al., 2007; Hoegh-Guldberg et al., 2017).

Calciumcarbonaat komt in oceanen voor als aragoniet en calciet. Het calciumcarbonaatskelet van koralen bestaat, zoals de naam al zegt, bijna uitsluitend uit calciumcarbonaatkristallen in de vorm van aragoniet en wordt gevormd door biomineralisatie. De aragoniet verzadigingstoestand in oceanen kan beschreven worden als de verhouding tussen de concentraties van calcium- en carbonaationen. Het oppervlaktewater van de oceaan is over het algemeen oververzadigd ten opzichte van aragoniet (>1). Wanneer de verzadigingstoestand van aragoniet in het mariene water wordt verlaagd tot niveaus onder 1, wordt het corrosief en kunnen koralen hun kalkachtige skeletten niet meer produceren. Dit niveau zal waarschijnlijk, in de komende decennia in tropische oppervlaktewateren bereikt worden bij de huidige uitstoot van broeikasgassen (figuur 7) (Drake et al., 2019; Gazeau et. al., 2007; Hoegh-Guldberg et al., 2017).

Oceaanverzuring bedreigt de toekomst van koraalriffen door de concentratie van carbonaationen te verminderen die koralen nodig hebben om hun skeletten te bouwen. Het onderzoek van Mollica et al. in 2018 wijst uit dat verzuring van de oceaan de groei van koralen vooral beïnvloedt door de skeletdichtheid te verminderen. De skeletgroei van koralen bestaat uit 2 verschillende processen. Verlenging zorgt ervoor dat het koraal opwaarts groeit en dichtheid zorgt ervoor dat het koraal steviger en lateraal verdikt wordt. In het onderzoek van Mollica et al. (2018) wordt duidelijk gemaakt dat het proces dat zorgt voor de dichtheid van het skelet, direct gevoelig is voor veranderingen in de concentratie van carbonaat-ionen in mariene wateren. Het proces dat zorgt voor verlenging is niet direct gevoelig voor deze verandering. Dit betekent dat, als gevolg van verzuring van oceanen, de skeletdichtheid van koralen afneemt en de gevoeligheid van koraalriffen en het bijbehorende ecosysteem voor afbrokkeling, bio-erosie en (storm)schade wordt vergroot (Mollica et al. in 2018).

Aangezien koraaldieren honderden jaren kunnen leven, kennen ze een langzame evolutie. De opwarming en verzuring van de oceanen verandert echter in een rap tempo (1.1 en 1.4.1). Tot op heden is er weinig bewijs gevonden dat koraalriffen zich kunnen aanpassen aan snelheden die voldoende zijn om de snelle opwarming en verzuring van de oceaan bij te houden (Hoegh-Guldberg et al., 2017).



Figuur 7. De aragoniet verzadigingstoestand van de oceaan aan het oppervlak gesimuleerd door het University of Victoria Earth System Model. Verschillende atmosferische concentraties koolstofdioxide zijn uitgedrukt in ppm (Parts per million). 280 ppm staat voor het pre-industriële tijdperk, 394 ppm voor niveaus in 2012, 450 ppm is ongeveer de verwachting voor het jaar 2030 – 2040 en 800 ppm zal naar verwachting worden bereikt in 2080, alleen onder RCP (Representative Concentration Pathways) 8.5, scenario's die de ontwikkeling van broeikasgassen beschrijven, in het IPCC-rapport (Hoegh-Guldberg et al., 2017).

2. KORAAAL

2.1. Koraal

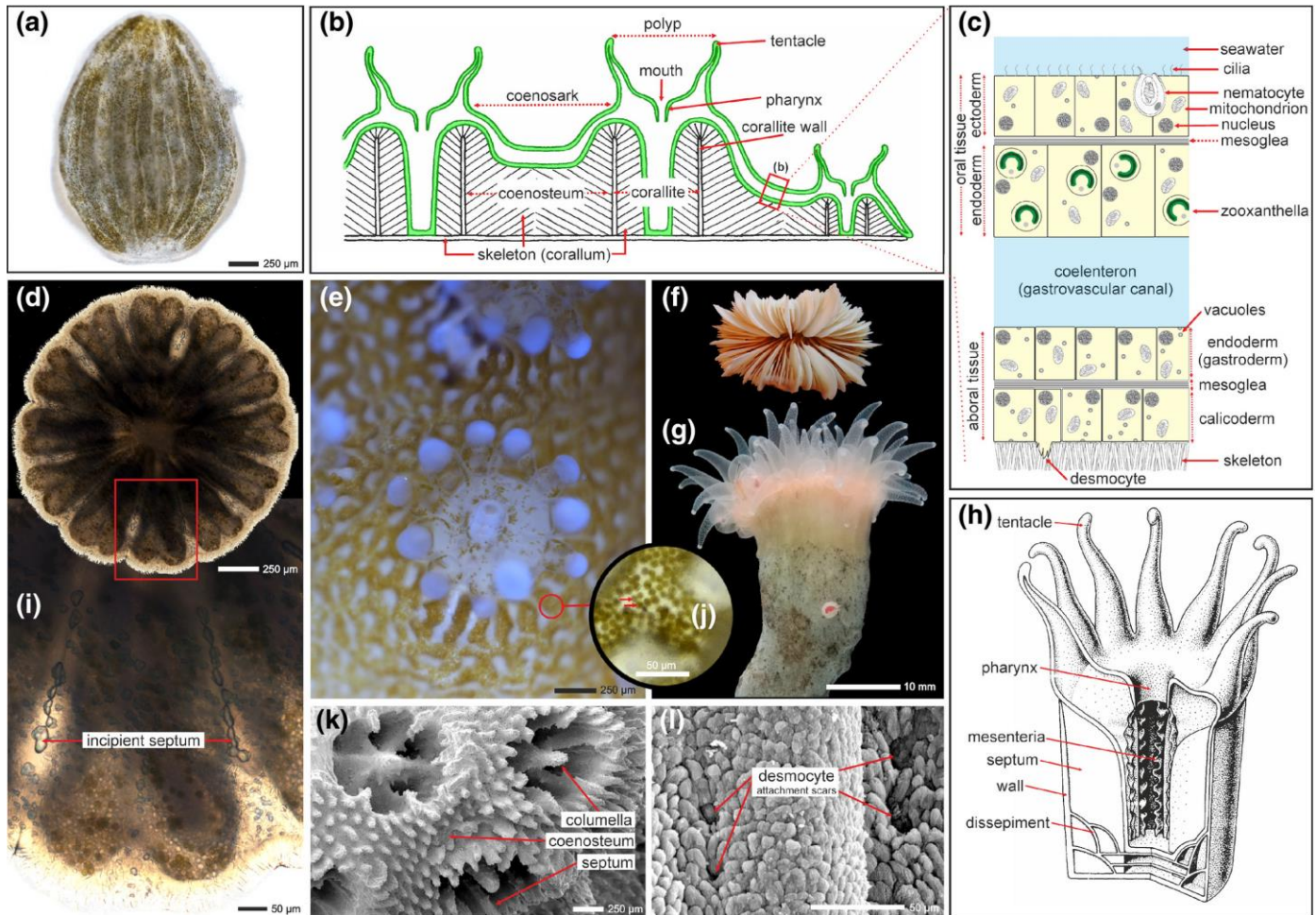
Koralen behoren samen met zeeanemonen, tot de klasse bloemdieren (Anthozoa), één van de oudste ongewervelde fyla's op Aarde. Het zijn sessiele neteldieren (Cnidaria) met een bloemachtige uiterlijk en poliepen (figuur 8g) die in mariene wateren op een vast substraat leven. De meeste koralen zijn rif bouwende koralen die leven in de bentische fotische zones (figuur 9) van tropische oceanen, in ecosystemen van koraalriffen waar ze mutualistische associaties aangaan met microscopisch kleine algen van het geslacht *Symbiodinium*. Koralen zijn in dit ecosysteem de dominante heterotrofen. Het koraal holobiont is een complexe samenleving die bestaat uit een enorme diversiteit van verschillende eukaryoten, prokaryoten (bacteriën en archaea) en virussen. Deze diversiteit overtreft die van de meeste andere symbiotische systemen op Aarde (Blackall et al., 2015; Campbell et al., 2018; Drake et al., 2019; Madigan et al., 2018).

2.1.1 Het lichaamsplan

Koraaldieren zijn radiaal symmetrische koloniale dieren met een eenvoudig lichaamsplan die samenleven met andere meestal genetisch identieke poliepen, vastgehecht aan een vast substraat. Tussen het koraalweefsel en het substraat bevindt zich carbonaat, dat zich vormt uit calciumionen en bicarbonationen. De individuele poliepen zijn zeer klein en variëren van enkele millimeters tot tientallen millimeters en maximaal een paar centimeter in hoogte of in diameter doorsnede. Een poliep omgeeft een gastrovasculaire holte die fungeert als maag en die uitkomt bij een centrale mond omgeven door een reeks tentakels (figuur 8h, 8b, 8g). De maag bevat interne maagplooien (mesenteriën) voor oppervlakte vergroting die wordt ondersteund door verticale platen (septum). Het koraaldier bestaat maar uit twee weefsellagen (figuur 8b, 8c): de gastrodermis waar de algensymbionten van het geslacht *Symbiodinium* verblijven (figuur 8c, 8e, 8j) en de ectodermis, dat betrokken is bij de vorming van het koraalskelet door het kalkhoudende exoskelet af te scheiden via de afzetting van aragoniet. Aragoniet is een instabiele variant van calciumcarbonaat (CaCO_3) dat zich van nature bevindt in mariene wateren. Tussen de endodermis en de ectodermis bevindt zich het mesogloea, een niet-cellulaire matrix die wordt uitgescheiden door kliercellen die de ectodermis bedekken (figuur 8c) (Blackall et al., 2015; Barshis et al., 2013; Campbell et al., 2018; Drake et al., 2019).

Het koraaldier begint zijn leven als een zachte planktonische planula-larve (figuur 8a en 2.4.1). Tijdens de metamorfose verandert de aborale zijde van de ectodermis van de planula van kolomvormig epitheel in plaveiselepitheel die calicoblasten worden genoemd (figuur 8c). De calicoblasten vormen de calicodermis dat in contact staat met het calciumcarbonaatskelet en daaraan verankerd is door middel van desmocysten, gespecialiseerde cellen die hechtingslittekens op het skelet achterlaten (figuur 8c, 8l). De eerste minerale afzettingen van de te vormen poliep vormt een cirkelvormige plaat die wordt aangevuld met verticale septa en structuren, die een cilindrische wand vormen (figuur 8d, 8h, 8i). Deze poliepen vormen samen uiteindelijk een grote

kolonie in koraalriffen waarbij de individuele poliepen blijven groeien zolang de dieren leven (Drake et al., 2019).



Figuur 8. Het bouwplan van Scleractinisch koraal.

- (a) Planula: planktonische larve met een groene kleur groenachtige kleur als gevolg van symbiotische algen.
- (b) Een dwarsdoorsnede van de belangrijkste skeletstructuren en zachte weefselstructuren van koloniaal koraal
- (c) Een vergroting van een vereenvoudigde doorsnede van de twee hoofdweefsellagen met symbiotische algen in de orale endodermis.
- (d) Een nieuw bezonken poliep.
- (e) Symbiotische algen, bedekt in het weefsel: bruin-groene kleine puntjes
- (f) Boveenaanzicht onbedekt skelet.
- (g) Solitair levend asymbiotisch koraal.
- (h) Weergave en doorsnede van de belangrijkste zachte weefsel- en skeletstructuren.
- (i) Beginnende skeletafzettingen in de nieuw bezonken poliep.
- (j) Vergroting van (e). De pijlen geven de symbiotische algen aan.
- (k) Onbedekte skelet structuur.
- (l) Desmocysten met hechtingslittekens.

Afbeelding overgenomen van Drake et al., 2019.

2.1.2 Calcificatie

Koraal bouwt zijn hele leven aan zijn skelet en daarmee vormt calcificatie de basis van de koraalriffen. Bij scleractinische koralen spreken we van een exoskelet, maar dit skelet is wel bedekt met een dunne laag weefsel van het dier. Het voelt hard aan, vandaar dat scleractinische koralen ook wel harde koralen of steenkoralen worden genoemd. Het skelet is gemaakt van calciumcarbonaat (CaCO_3) en gekristalliseerd in de vorm van aragoniet (1.4.2), dat volledig bedekt is met een enkele laag dunne epitheelcellen. Dit calicoblastische epitheel (figuur 8c), ook wel de calicodermis genoemd, is stevig aan het skelet bevestigd door de ‘ankerzellen’, desmocyten genaamd (figuur 8l). Deze cellen worden gevormd door snelle vervanging van aborale ectodermale cellen tijdens de vestiging van koraallarven op een hard substraat. Calicoblastische cellen zijn verantwoordelijk voor de ionische samenstelling van het extracellulaire calcificerende medium (ECM) waarin calcificatie plaatsvindt. Het ECM bevindt zich tussen het apicale membraan van de calicoblastische cellen en het skelet en reguleert de groei. Hiervoor gebruikt cel de organische matrix (OM) en ionendrager. Koraalcalcificatie is een extracellulair proces dat plaatsvindt binnen de ECM, dat alkalisch moet zijn om verkalking te laten plaatsvinden. De calicodermis zorgt ervoor dat de pH van het ECM met 0,2 en 0,5 pH-eenheid wordt verhoogd ten opzichte van het mariene water. Hierdoor wordt de verzadigingstoestand van aragoniet verhoogd (1.4.2) waardoor de snelheid van calcificatie toeneemt. Dit gebeurt doordat de vergelijking $\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CO}_3^{2-} + \text{H}^+$ naar rechts verschoven wordt (Campbell et al., 2018; Davy et al., 2012).

2.2 Indeling en taxonomie

Koralen zijn dieren en behoren daardoor tot het rijk Animalia. Doordat ze in het bezit zijn van netelcellen maken ze deel uit van het fyllum Cnidaria, in het Nederlands ook wel neteldieren of holtedieren genoemd. Samen met zeeanemonen behoren ze tot de klasse Anthozoa, de bloemdieren, vanwege hun bloemachtige uiterlijk. Rif vormende koralen - verwijzend naar hun calciumcarbonaatkristallen-skelet ook wel steenkoralen genoemd - vallen onder de orde Scleractinia. Het zijn deze koralen die in symbiose leven met dinoflagellate micro-algen (zoöxanthellen) van het geslacht *Symbiodinium*. Het zijn wereldwijd de belangrijkste bouwers van de tropische ondiepe koraalriffen (Blackall et al., 2015; Heenan et al., 2016; Campbell et al., 2018).

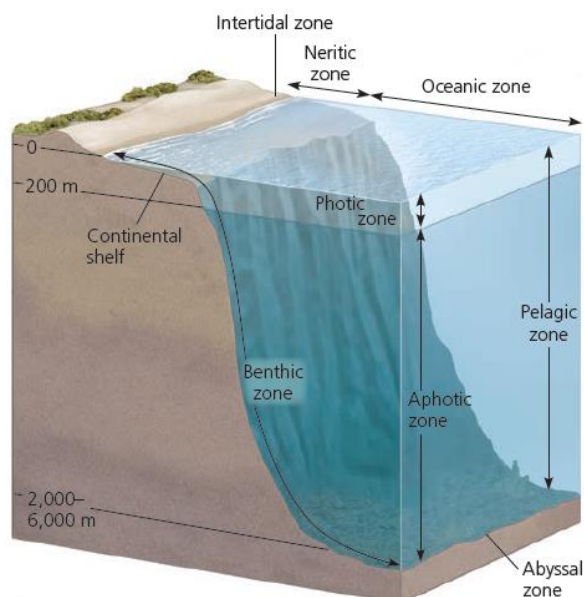
Koralen kunnen ecologisch gezien in grote lijnen worden onderverdeeld in rif vormende hermatypische koralen en niet-rif vormende ahermatypische koralen. Dit betreft echter geen systematische indeling. Hermatypische koralen, de rifkoralen of steenkoralen, die behoren tot de orde Scleractinia en vormen het primaire rifraamwerk. De meeste hermatypische soorten leven in ondiepe warm water habitats en bevatten normaal gesproken miljoenen zoöxanthellen. Ahermatypische koralen dragen meestal niet significant bij aan de rifvorming en missen meestal zoöxanthellen (Harrison, 2010).

Het exacte aantal soorten rif vormende koralen is niet precies bekend. Volgens Drake et al., (2019) worden de rif vormende koralen vertegenwoordigd door ongeveer 1.500 soorten, waarvan ongeveer de helft leeft met de fotosynthetische endosymbionten *Symbiodinium* in ondiep water en de andere helft vaak solitair leeft in dieper water zonder zoöxanthellen.

Moleculaire fylogenie suggereert de aanwezigheid van drie belangrijke clades onder moderne scleractinische koralen die meer dan vierhonderd miljoen jaar geleden uit elkaar liepen: Basalia, Complexa en Robusta. Na een kloof in het fossielenverslag van koralen van veertien miljoen jaar, waarschijnlijk veroorzaakt door de Perm-Trias-extinctie, verschenen scleractinische koralen ongeveer tweehonderdveertig miljoen jaar geleden voor het eerst in het midden van het Trias. Daarna ontstond een zeer grote verscheidenheid van scleractinische koralen. Het is nog niet duidelijk of scleractinische koralen, evolutionair gezien, monofyletisch zijn. Moleculaire fylogenie suggereert dat scleractinische koralen meerdere keren zijn geëvolueerd uit zachte voorouders waardoor ze dus niet monofyletisch zijn. Recentere analyses van een groot aantal mitochondriale DNA-genoomsequenties geven echter aan dat ze wel monofyletisch kunnen zijn (Blackall et al., 2015; Drake et al., 2019).

2.3 Biotoop en habitat

Oceanen bedekken ongeveer zeventig procent van het aardoppervlak en hebben een gemiddelde diepte van 4000 meter. Scleractinische koraalriffen komen voor in de bentische zone van fotische zones in tropische oceanen, dichtbij eilanden en langs de randen van sommige continenten (figuur 9). De fotische zone is de smalle bovenlaag van een oceaan waar voldoende licht doordringt voor de fotosynthese. Deze warm water koraalriffen komen voor in ondiep en alkalisch water zodat de koralen samen kunnen leven met *Symbiodinium*-algen die de koralen grotendeels voorzien van nutriënten door middel van fotosynthese en waardoor ze kunnen groeien door calciumcarbonaatstructuren op te bouwen en te behouden. Op diepere locaties, 40 tot 150 meter komen mesofotische koralen voor die weinig licht nodig hebben. In de donkere gedeelten van oceanen komen tot een diepte van 2.000 meter of iets meer, koud water koraalriffen gevonden. Alleen in de oppervlakkige warm water riffen komen scleractinische koralen voor die in symbiose leven met *Symbiodinium*-algen omdat het zonlicht op diepere locaties niet voldoende door kan dringen (Campbell et al., 2018; Harrison, 2010; Hoegh-Guldberg et al., 2017).

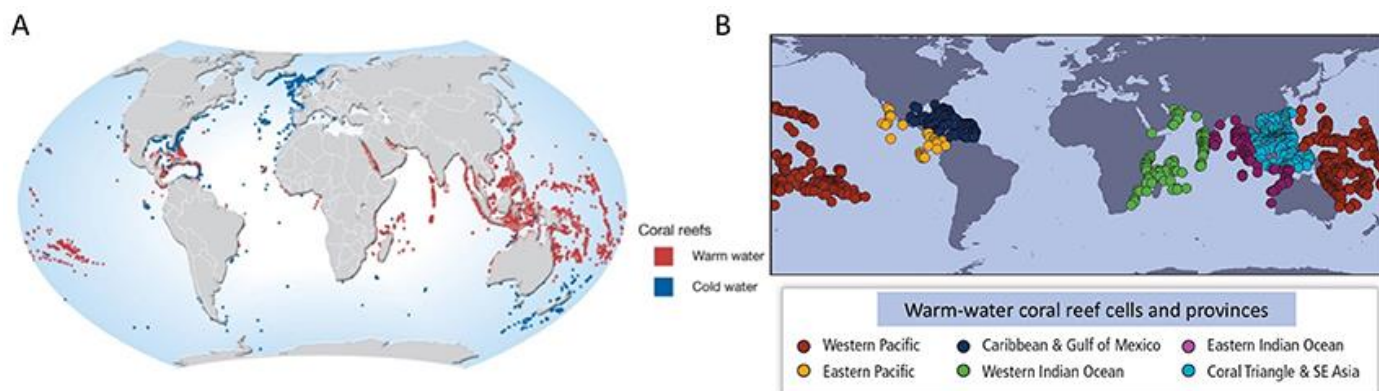


Figuur 9. Oceaanzonering.

Abbeelding overgenomen van Campbell et al., 2018.

2.3.1 Koraalriffen

Koraalriffen komen over de hele wereld voor, zowel in warm als in koud water (figuur 10). De overvloed aan scleractinische rif bouwende koralen die de endosymbiont *Symbiodinium* herbergen neemt af bij een diepte van meer dan twintig tot veertig meter. Afhankelijk van de helderheid van het water kunnen deze soorten voorkomen tot maximaal 100 meter. De productiviteit van deze symbiose wordt aangevuld door het vermogen van koralen om met hun tentakels plankton te vangen waarmee ze zichzelf voeden. Beneden 200 meter diepte is er zo weinig licht dat fotosynthese niet meer mogelijk is. Als gevolg hiervan vormen koud water koralen geen symbiose met *Symbiodinium* en zijn ze in plaats daarvan afhankelijk van deeltjesvoeding. Koud water koraalriffen kunnen zich uitstrekken tot een diepte van 3.000 meter of kunnen worden aangetroffen in ondiep koude mariene wateren. De riffen die zijn gebouwd door scleractinische koraaldieren die mutualistische associaties aangaan met *Symbiodinium*-algen hebben echter een warmere en stabiele temperatuur nodig en zijn gevoelig voor temperaturen onder de 18-20° en voor temperaturen boven de 30°C. Hoewel deze koraalriffen slechts minder dan 0,1% van het aardoppervlak beslaan, vormen ze de habitat voor ongeveer 25% van de mariene soorten op aarde. Scleractinische koralen zijn basissoorten van koraalriffen omdat ze de complexe driedimensionale structuur en het primaire raamwerk van het rif vormen, essentiële habitats en andere belangrijke hulpbronnen bieden voor een zeer groot aantal organismen waaronder vissen, octopussen, sponzen, wormen, kreeftachtigen, tweekleppige weekdieren, slakken zeesterren en zee-egels. De biologische diversiteit van warmwaterkoraalriffen wordt geschat op ongeveer 1-9 miljoen soorten die in en rond koraalriffen leven. Deze ecosystemen bestaan al zo een 240 miljoen jaar en individuele riffen kunnen duizenden jaren stabiel zijn. De mens is op dit moment de dominante soort, die de structuur en functie van deze belangrijke ecosystemen negatief beïnvloedt door het veroorzaken van het versterkte broeikaseffect (Blackall et al., 2015; Campbell et al., 2018; Heenan et al., 2016; Hoegh-Guldberg et al., 2017; Lough et al., 2018; Madigan et al., 2018;).



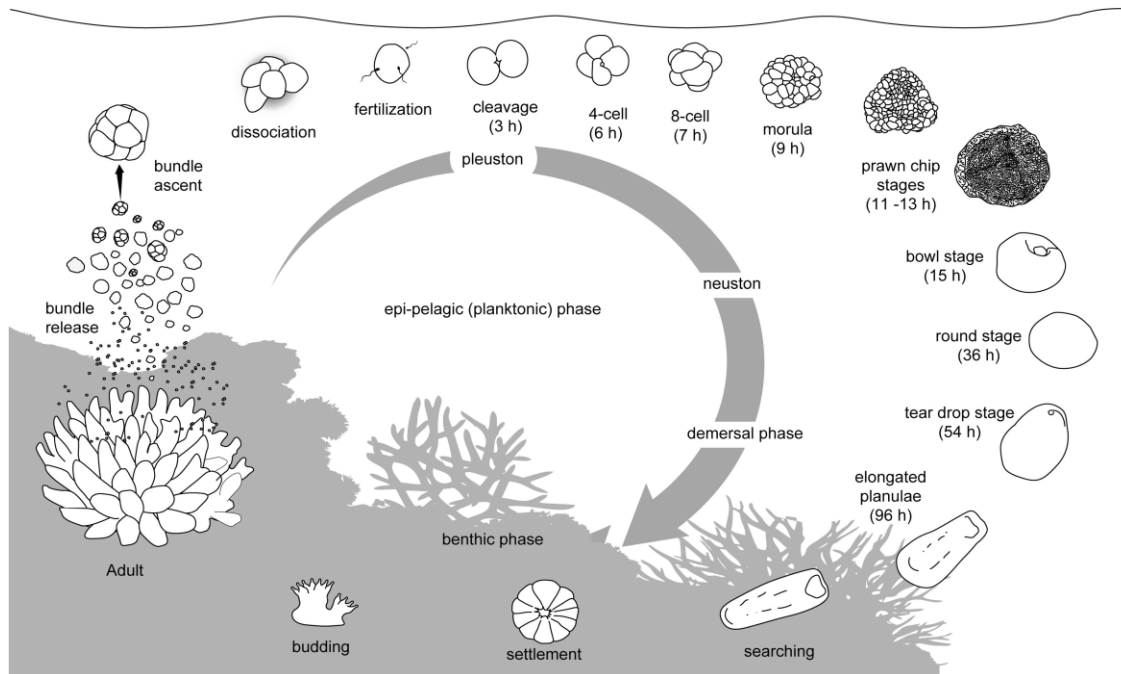
Figuur 10. De wereldwijde verspreiding van koraalriffen. (A) Een overzicht van de verspreiding van warm water- en koud water koraalriffen (B) Locatie van warm water koralen. Afbeelding overgenomen en aangepast van Hoegh-Guldberg et al., 2017.

2.4. Levenscyclus en reproductie

Scleractinische koralen hebben een relatief eenvoudige levenscyclus (figuur 11) met een dominante benthische poliepfase en een korte larve-planulafase. Ze kunnen gonochoor of hermafrodiet zijn. Hermafrodiete koralen hebben beide geslachten ontwikkeld in hun poliepen en kolonies en zenden zowel bundels eicellen als spermacellen uit. Gonochore koralen hebben verschillende geslachten hebben en zenden eicellen of spermacellen uit (figuur 12).

Scleractinische koralen kunnen zich zowel geslachtelijk als ongeslachtelijk voortplanten. De geslachtelijke voortplanting geschiedt door middel van kuitschieten ('spawning'), ook wel paaien genoemd, waarbij koraalkolonies tegelijkertijd gameten voor externe bevruchting vrijgeven aan de zee. De gameten van één soort smelten samen en deze bevruchte embryo's nestelen zich, na een ontwikkeling van een paar dagen tot weken, op een hard substraat op de oceaanbodem. Een andere vorm van geslachtelijke voortplanting die bij scleractinische koralen voorkomt is 'broeden'. Hierbij worden de eieren bevrucht en de embryo's intern gebroed totdat ze het planula ontwikkelingsstadium bereiken, waarna ze in het mariene water worden losgelaten (Foster & Gilmour, 2018; Harrison, 2010). Hermafrodieten die paaien zijn tot nu toe het meest algemeen en er zijn volgens Foster en Gilmour (2018) weinig hermafrodiete of gonochorische broedende soorten geregistreerd. Niet alle koraalsoorten kunnen echter gemakkelijk in deze basispatronen worden ingedeeld, aangezien bij sommige soorten gemengde seksuele patronen of beide ontwikkelingswijzen voorkomen (Forster & Gilmour 2018).

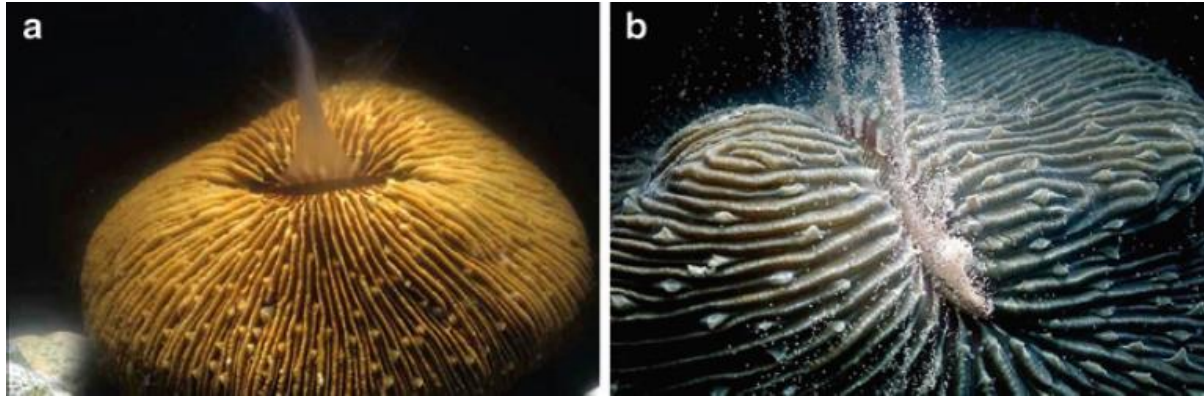
De levenscyclus van het koraaldier begint na bevruchting als een zachte planktonische planula-larve die afhankelijk is van zijn dooier voor voeding. De hoeveelheid voedingsstoffen van de dooier bepaalt het vermogen om als plankton te overleven en daardoor ook de afstand die ze als plankton kunnen afleggen. Bij vestiging op een hard substraat ondergaat de planula een metamorfose om poliepen te vormen met een mond en tentakels waarmee ze zoöplankton kunnen vangen. Voor scleractinische koralen in ondiep water dient dit als aanvulling op de voeding die ze krijgen van endosymbiotische dinoflagellaten van het geslacht *Symbiodinium* (Drake et al., 2019).



Figuur 11. De voortplantingscyclus van koraal die paait. Afbeelding overgenomen van Jones et al., 2015.

2.4.1 Geslachtelijke voortplanting

Rif vormende koralen kunnen zich geslachtelijk, oftewel seksueel, voortplanten door gameten in het mariene water vrij te laten (paaien) (figuur 12). Rijpe gameten worden door het koraaldier uitgescheiden in het coelenteron, ook wel de gastrovasculaire holte (figuur 8c) genoemd, en uitgezet via de mond. Een mannelijke en een vrouwelijke gameet van hetzelfde soort, smelten samen in het water waarna zich een vrij zwemmende planktonische larve ontwikkelt. Als de planula overleeft en zich hecht aan een vast substraat metamorfoseert hij van de larvale vorm tot een juveniele poliep. Deze poliepfase kenmerkt zich door groei van weefsels en het calciumcarbonaatskelet. Geslachtelijke voortplanting kan ook geschieden door middel van broeden. Koralen die broeden planten zich voort door hun gameten intern te bevruchten en hun larven te broeden tot ze vrijgelaten worden. Ze vangen hierbij de gameten op met hun tentakels. De overgrote meerderheid van scleractinische koralen plant zich voort door middel van paaien. Van de 428 soorten koraal waarvan in 2018 volgens Foster en Gilmour de voortplantingsmodus bekend is, maakt ongeveer 83% gebruik van paaien, 14% van broeden en 3% gebruikt beide methoden. Paaisoorten hebben over het algemeen een langere cyclus van vijf tot zeven maanden per jaar, terwijl broedende soorten meestal meerdere korte cycli per jaar hebben, die korter zijn dan drie maanden. Het is niet zeker waarom paaien op een bepaalde tijd plaatsvindt. Aangenomen wordt dat koralen paaien als de omstandigheden gunstig zijn voor bevruchting en overleving en vestiging van larven, zoals de watertemperatuur en lagere windsnelheden. Over het broedseizoen en de duur van broedende koraalsoorten is nog weinig bekend (Foster & Gilmour, 2018; Harrison, 2010; Madigan et al., 2018).



Figuur 12. Paaierende schimmelzwamkoralen (a) paait sperma en (b) paait eieren.
 Afbeelding overgenomen van Harrison, 2010.

Geslachtelijke voortplantingsprocessen in koralen kunnen worden beïnvloed door verschillende omgevingsfactoren die de reproductieve cyclus en gametenrijping reguleren en synchroniseren. Synchron paaien binnen koraalpopulaties leidt tot hogere concentraties van gameten die een verbeterd bevruchtingssucces bevorderen wat de kans op succesvolle reproductie verhoogt. Veranderingen in watertemperatuur, daglengte, wind- of stromingspatronen en maancycli kunnen werken als directe signalen reproductieve cycli en voortplanting te synchroniseren. Onderzoeken wijzen uit dat seksuele voortplantingsprocessen van koraaldieren zeer gevoelig zijn voor een breed scala aan natuurlijke en antropogene stressfactoren die vruchtbaarheid en het reproductieve succes verminderen (Harrison, 2010).

2.4.2 Ongeslachtelijke voortplanting

Ongeslachtelijke, oftewel asexuele voortplanting van koraalpoliepen leidt tot de uitbreiding van koraalkolonies en worden gevormd door groei en inwendige deling van bestaande poliepen (intratentaculaire budding) of de ontwikkeling van nieuwe poliepen uit weefsels naast of tussen bestaande poliepen (extra-tentaculaire budding). Ook kunnen koraaldieren zich ongeslachtelijk vermeerderen door kolonie-fragmentatie, dat gebeurt als er een stukje afbreekt door bijvoorbeeld storm of harde golfslag. Ongeslachtelijke voortplanting zorgt voor genetisch identieke poliepen in elke kolonie en biedt belangrijke ecologische en evolutionaire voordelen voor koloniale soorten. Door koloniale groei kunnen koralen veel groter worden dan de meeste afzonderlijke poliepen waardoor kolonies meer ruimte kunnen innemen en effectiever kunnen strijden om hulpbronnen. Ook kunnen genetisch identieke kolonies de dood van individuele poliepen en gedeeltelijke koloniesterfte overleven. Een grotere omvang vermindert het sterfterisico bij jonge koralen en verhoogt de biomassa van de kolonie en de verwerving van hulpbronnen, wat uiteindelijk leidt tot een grotere reproductie van nieuwe koralen naarmate de kolonie groeit en vruchtbaar wordt. Genetisch identieke kolonies hebben echter ook een keerzijde. DNA-schade en somatische mutaties kunnen genetische cellijnen veranderen en kunnen de ontwikkeling van tumoren in kolonies bewerkstelligen (Harrison, 2010).

Zowel geslachtelijke als ongeslachtelijke voortplanting dragen bij aan het behoud van een koraalrif. Ongeslachtelijke voortplanting produceert genetisch identieke koralen die de overleving van het genotype kunnen verlengen. Geslachtelijke voortplanting zorgt voor genetische recombinate waardoer en nieuwe genotypen ontstaan die de fitness en overleving van de soort kunnen verbeteren. Geslachtelijke voortplanting door rifkoralen is belangrijk voor het in stand houden van koraalpopulaties doordat ze de toegenomen genetische diversiteit de overleving van de kolonie verbeteren (Campbell et al., 2018; Foster & Gilmour, 2018; Harrison, 2010).

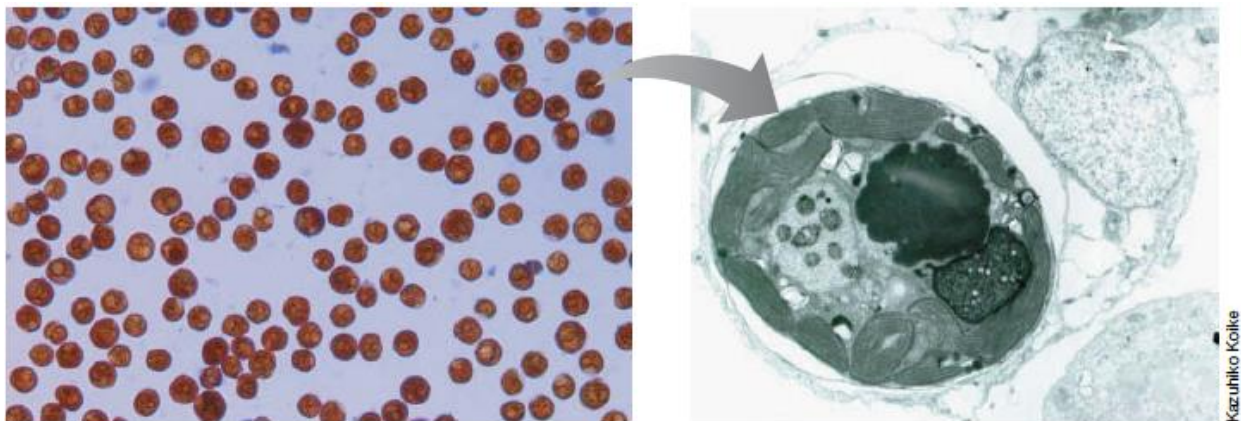
2.4.3 De invloed van het versterkte broeikas-effect

Het merendeel van de koralen paait enkele nachten per jaar. Deze vrijlating van gameten in het mariene water gebeurt synchroon en meestal één een tot een enkele nachten per jaar. Hoewel het een zeer succesvolle reproductieve methode is, is het deze gesynchroniseerde vrijlating van gameten ook gevoelig voor acute verstoringen rond deze paaitijd. Hierdoor kunnen ernstige verstoringen, zoals een plotselinge hittegolf, een groot deel van de reproductie verloren laten gaan. Daarentegen laten broedkoralen gedurende vele maanden van het jaar planula los, waardoor ze minder vatbaar zijn voor acute verstoringen. Op voorwaarde dat broedkoralen niet meer gevoelig zijn voor deze stressfactoren, kunnen ze een hoge reproductie bewerkstelligen en in staat zijn om een rif opnieuw te koloniseren na een verstoringsgebeurtenis (Foster & Gilmour, 2018).

3. SYMBIODINIUM

3.1 Dinoflagellate micro-algen

Koralendieren die behoren tot de orde Scleractinia, leven in symbiose met fotosynthetische dinoflagellate micro-algen (zoöxanthellen) van het geslacht *Symbiodinium*. Deze micro-alg behoort tot de dinoflagellaten familie Symbiodiniaceae en zijn ontstaan in de Juraperiode, ongeveer 160 miljoen jaar geleden. Algen uit de familie Symbiodiniaceae zijn veelal fotosynthetische endosymbionten (figuur 13) die nodig zijn voor het overleven van koralen, maar veel Symbiodiniaceae kunnen ook vrij in de omgeving worden gevonden. De gemiddelde celgrootte onder Symbiodiniaceae-soorten is klein en varieert van ongeveer 6 µm in symbiotische soorten en ongeveer 12 µm in niet-symbiotische soorten. De fotosynthetische micro-alg kan associaties vormen met een breed scala aan cnidarische gastheren maar ook met verschillende andere ongewervelde dieren en protisten die in oceanen leven. De symbiose tussen dinoflagellaten van het geslacht *Symbiodinium* en rif vormende koralen vormt de trofische basis van de ecosystemen van koraalriffen ter wereld (Blackall et al., 2015; Campbell et al., 2018; LaJeunesse et al., 2018; Levin et al., 2016).



Figuur 13. *Symbiodinium* endosymbiont van koraal.

Symbiodinium-algen in een vacuole van een cel van het steenkoraal *Ctenactis echinata*. De *Symbiodinium*-cel heeft een diameter van ongeveer 10 µm.

Afbeelding overgenomen en aangepast van Madigan et al., 2018.

3.1.1 Clades

Algensymbionten van scleractinische koralen hebben een lange evolutionaire geschiedenis. Fylogenetische reconstructies gaven aan dat micro-algen van het geslacht *Symbiodinium* zijn samengesteld uit vele evolutionair uiteenlopende afstammelingen. Bij deze ontdekking is besloten deze afstammingslijnen willekeurige letters A t/m H te geven en ze te benoemen als clades. Door moleculaire technieken is in de afgelopen decennia ontdekt dat de meeste *Symbiodinium*-clades talrijke subclades of stammen bevatten. In 2018 zijn er 22 soorten formeel

geclassificeerd. Het aantal vermeende soorten *Symbiodinium* in koralen als geheel overschrijdt waarschijnlijk de honderd. Elke clade is verschillend in gastheerprevalentie en ecologische dominantie, maar ook op mondiaal, regionaal en lokaal niveau. Bovendien lijkt elke clade te zijn beïnvloed door klimatologische factoren van de afgelopen drie tot vijf miljoen jaar (Blackall et al., 2015; LaJeunesse et al., 2018).

3.2 Koraal-Symbiodinium symbiose

In heldere tropische mariene wateren waar voedingsstoffen voor dieren schaars zijn, hebben verschillende dieren mutualistische relaties ontwikkeld met fotosynthetiserende algen, diatomeeën en dinoflagellaten of cyanobacteriën. Deze associaties kunnen voorkomen bij meer complexe dieren zoals platwormen (Platyhelminthes), slakken en kokkels (Mollusca) en zeeschelpen (Urochordata). De meeste associaties worden echter aangegaan met dieren met eenvoudige lichaamsplannen zoals sponzen (Porifera) en koralen, zeeanemonen en hydroïden (Cnidaria), waarvan associaties tussen soorten van *Symbiodinium* en ongewervelde zeedieren het meeste voorkomen. Het fossielenverslag onthult dat scleractinische koralen al meer dan 230 miljoen jaar een symbiotische relatie hebben met *Symbiodinium* (Hoegh-Guldberg et al., 2017; Madigan et al., 2018).

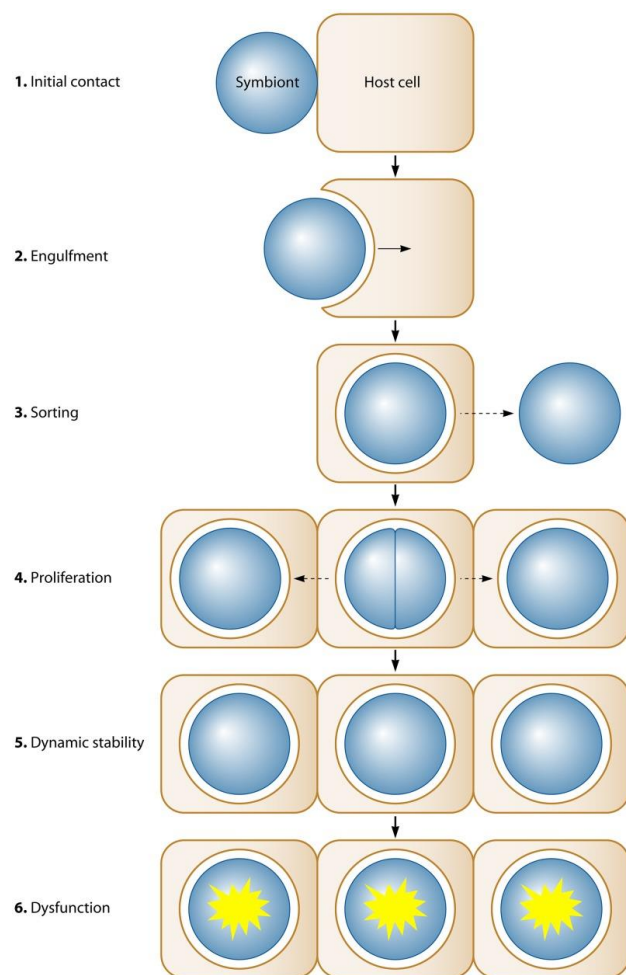
Koralen beschikken over een zeer eenvoudig lichaamsplan (2.1.1) met twee weefsels (ectoderm en gastroderm) en herbergen de dinoflagellaatsymbiont intracellulair in membraangebonden blaasjes (symbiosomen) in cellen van de binnenste (gastrodermale) weefsellaag (Figuur 8c). Het koraalskelet is voor de alg aantrekkelijk, omdat het een efficiënte licht verzamelende structuur heeft waardoor het goed zonlicht kan opvangen. De mutualistische symbiose tussen *Symbiodinium* en koraaldieren is gebaseerd op wederzijdse exploitatie van nutriënten, waarbij koralen onderdak en anorganische voedingsstoffen, waaronder koolstof, bieden aan deze algen. *Symbiodinium* voorziet de koraalgastheer van glucose, die het koraal tot 95% van zijn energiebehoefte kan voorzien. Dit mutualisme heeft het mogelijk gemaakt dat koraalriffen zich hebben ontwikkeld tot grote ecosystemen in voedselarme mariene wateren (Davy et al., 2012; Levin et al., 2016; Madigan et al., 2018).

3.2.1 Endosymbiose

Algensymbionten zijn meestal al in het ei aanwezig dat wordt vrijgegeven door de ouder. *Symbiodinium*-algen kunnen echter ook aanwezig zijn in het mariene water en kunnen worden ingenomen door juveniele koralen. Als een juveniel koraal van een bepaald soort dinoflagellaten ‘inneemt’ door gastrodermale cellen door middel van fagocytose, verteert hij ze allemaal, behalve het specifieke *Symbiodinium* van zijn mutualisme. Dit leidt tot de vorming van een intracellulair membraan-omsloten compartiment dat bekend staat als het "symbiosoom". Nadat een associatie tot stand is gebracht, controleert het koraal de groei van *Symbiodinium* via

chemische signalering en na elke celdeling wordt elke *Symbiodinium*-dochtercel toegewezen aan een nieuw symbiosoom (Barott et al., 2014; Madigan et al., 2018).

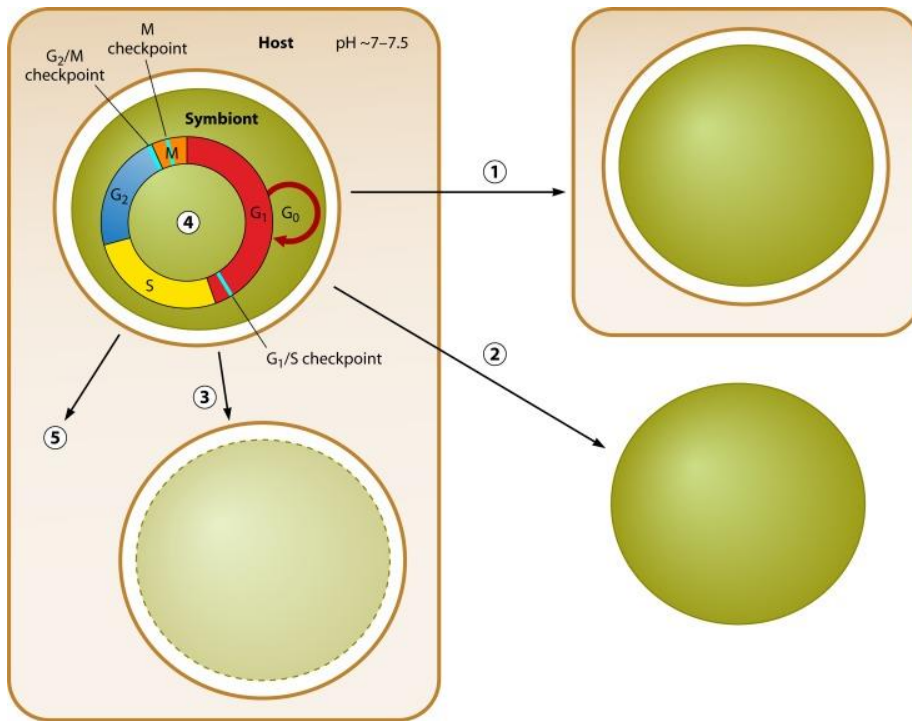
De totstandbrenging van endosymbiose tussen koraalgastheren en *Symbiodinium* endosymbionten kan worden onderverdeeld in verschillende fasen: initieel gastheer-symbiontcontact, symbiont kolonisatie (infectie) door middel van fagocytose en gastheer intracellulaire sortering van symbionten (figuur 14). Om de symbiose succesvol tot stand te brengen moet er in de eerste plaats gastkoraal-symbiont-herkenning plaatsvinden, daarna volgt de fagocytose gevolgd door de plaatsing van symbionten in symbiosomen (Davy et al., 2012).



Figuur 14. De zes fasen van symbiose-vestiging in een koraalgastheer.

Punt 6 symbiose disfunctie en afbraak kan plaatsvinden als reactie op omgevingsstress.
Afbeelding overgenomen van Davey et al., 2012.

Omdat *Symbiodinium* zich voortplant door binaire deling is het voor het koraalgastheer van belang om het aantal symbionten te reguleren (figuur 15). Overtollige symbionten kunnen worden uitgedreven door afknijping, exocytose, apoptose, afgebroken via intracellulaire afbraak en vertering of worden geremd worden in groei en deling (Davy et al., 2012).



Figuur 15. Mechanismen voor de regulatie van gastheer-symbiont symbiose. Controle van de ensymbiontcelcyclus door het gastheerkoraal. G_0 , G_1 , S, G_2 en M zijn de fasen van de eukaryote celcyclus. De gastheer kan de intracellulaire omgeving ongunstig maken of de symbiont zodanig signaleren dat de celcyclus niet door een checkpoint kan. Afbeelding overgenomen van Davy et al., 2012.

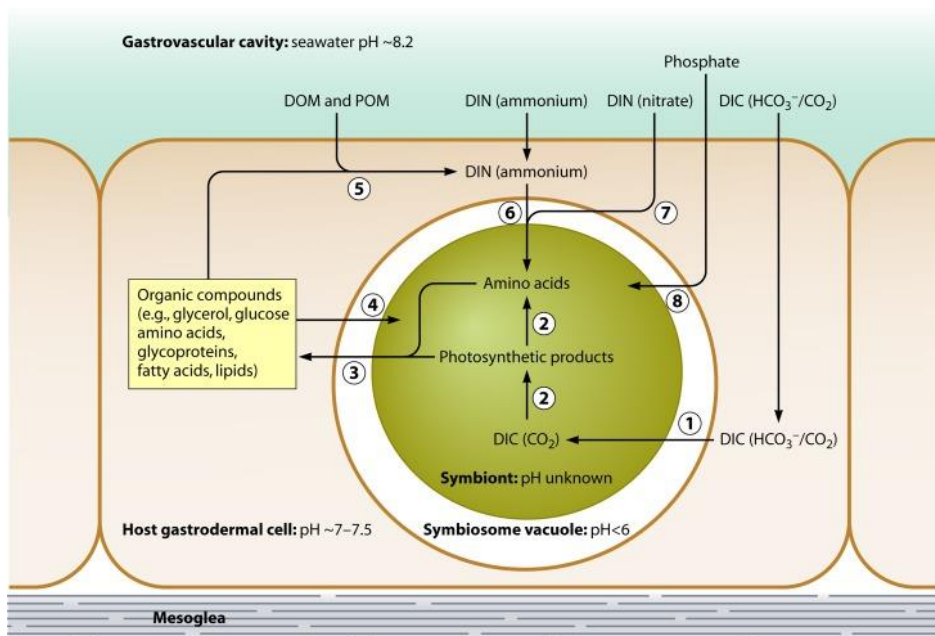
3.2.2 De actieve rol van koraal bij fotosynthese

Fotosynthese is het belangrijkste kenmerk van de symbiose tussen koralen en *Symbiodinium* (3.2). Fotosynthetisch gefixeerde organische koolstof wordt getransporteerd naar de gastheer, waar het de groei, ademhaling en voortplanting ondersteunt. Het kan ook als koraalslijm worden afgegeven aan het mariene water, waardoor andere organismen hiervan kunnen profiteren (3.3). Anorganische koolstof voor fotosynthese kan afkomstig zijn uit het mariene water, uit koolstofdioxide van de ademhaling van het koraal of de alg zelf, maar het kan ook afkomstig zijn van skeletogenese waarbij koolstofdioxide een bijproduct is van verkalking (Barshis et al., 2013).

Barshis et al. ontdekte in 2013 dat koraaldieren zelf fotosynthese actief bevorderen via hun endosymbionten door de intracellulaire omgeving, waar de algencellen zich in bevinden, te

verzuren. Barott et al. toonde in 2014 aan dat V-ATPase (VHA) in het symbiosoommembraan van de gastheer, de fotosynthese van *Symbiodinium* bevordert. De lage pH die hiervoor nodig is wordt gedeeltelijk gegenereerd door VHA-activiteit van de gastheer in het symbiosoommembraan dat de algen omringt. Dit, van de gastheer afgeleide symbiosoommembraan, brengt overvloedig vacuolair H^+ -ATPase tot expressie, dat de symbiosoomruimte verzuurt tot pH 4. Verzuring van de micro-omgeving van algen door VHA bevordert de fotosynthese, wat aantoont dat de koraalgastheer de symbiontfysiologie actief kan reguleren (Barshis et al., 2013).

Koolstof moet als koolstofdioxide worden geconcentreerd om fotosynthese te laten verlopen. In dit proces speelt de koraalgastheer ook een actieve rol. Bij een pH van 8,2 is het meeste anorganische koolstof (DIC) in het mariene water in de vorm van bicarbonaat of waterstofcarbonaat (HCO_3^-) (figuur 16). Dit betekent dat mariene fototrofen RuBisCo moeten bezitten met een hoge affiniteit voor koolstofdioxide waardoor ze bicarbonaat kunnen gebruiken. Het enzym ribulose-1,5-bifosfaatcarboxylase oxygenase (RuBisCo) speelt een essentiële rol in het fotosynthetische proces bij de koolstoffixatie doordat het de reactie tussen koolstofdioxide en ribulose bifosfaat (RuBP) katalyseert. RuBisCo van de *Symbiodinium*-alg heeft echter een lage affiniteit voor het koolstofdioxidesubstraat waardoor koolstofdioxide in hoge concentraties aanwezig moet zijn om fotosynthese te kunnen bewerkstelligen. Doordat fotosynthetische endosymbionten geen direct contact hebben met koolstof uit het mariene water moeten ze daarom de hoge concentraties anorganisch koolstof opnemen via de cellen van hun koraalgastheer. Hiervoor beschikt het koraal over het enzym carbonic anhydrase (CA) dat de omzetting van bicarbonaat in koolstofdioxide katalyseert (Barshis et al., 2013; Campbell et al., 2018; Davy et al., 2012).



Figuur 16. Een samenvatting van voedingsinteracties in de symbiose tussen het koraaldier en de algensymbiont.
Afbeelding overgenomen van Davy et al., 2012.

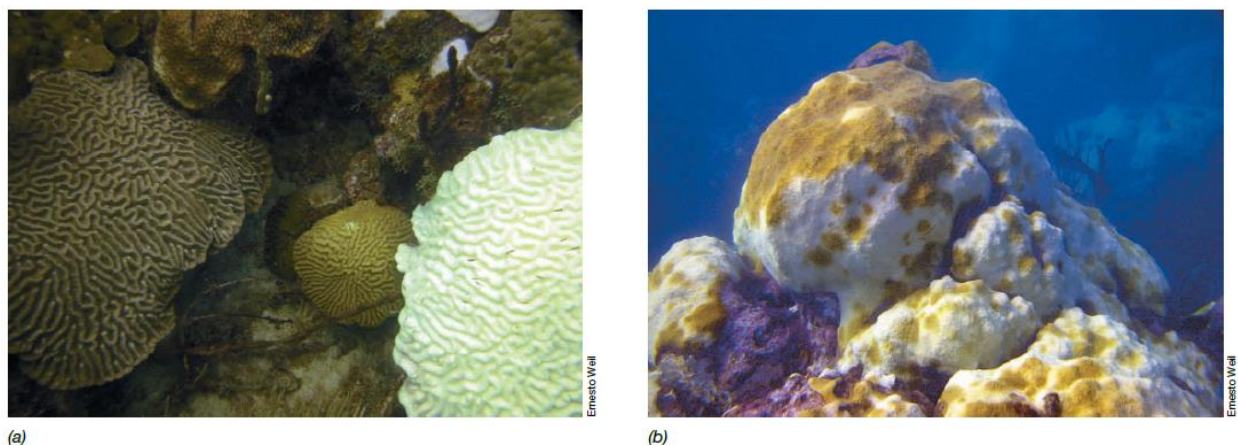
Nog niet alle fysiologische mechanismen die een rol spelen bij de mutualistische symbiose tussen koraaldieren en *Symbiodinium* zijn bekend. Kennis hiervan vormt een belangrijke basis voor het begrijpen en voorspellen van hoe koralen zullen reageren op omgevingsstoringen zoals oceaanverzuring en opwarming (Barott et al., 2014).

3.3 Koraalbleking

Wereldwijd worden scleractinische koralen en het bijbehorende ecosysteem met uitsterven bedreigd. Dit is voornamelijk het gevolg van de verhoogde uitstoot van broeikasgassen (1.2) door antropogene activiteiten, die klimaatverandering veroorzaakt. Aangenomen wordt dat dit het gevolg is van verhoogde atmosferische koolstofdioxide die zorgt voor verhoogde temperaturen en verzuring van de oceaan. Scleractinische koralen bevatten miljoenen endosymbionten van het geslacht *Symbiodinium* per vierkante centimeter weefsel, waarmee ze mutualistische associaties zijn aangegaan. Deze *Symbiodinium*-algen geven het koraal niet alleen noodzakelijke nutriënten, maar ook kleur. Koralen vertonen over het algemeen een bruinachtige verkleuring als gevolg van fotosynthetische algenpigmenten, zoals chlorofyl a en c en peridinine. Het verlies van deze kleur noemen we koraalbleking of koraalverbleking (figuur 17) en wordt veroorzaakt door lysis van deze endosymbionten, waardoor het onderliggende witte kalksteenskelet zichtbaar wordt (Fawzy et al., 2020; Madigan et al., 2018; Takahashi et al., 2012).

Scleractinische koralen zijn gevoelig voor temperaturen onder de 18-20°C en voor temperaturen boven de 30°C. Extreem hoge temperaturen veroorzaakt stress bij *Symbiodinium*-algen en vertraagt essentiële enzymen zoals RuBisCo (3.2.2). Het fotosynthetisch mechanisme van de endosymbionten wordt hierdoor zodanig aangetast dat het resulteert in een overmatige productie van reactieve zuurstofsoorten (ROS) zoals superoxide en singletzuurstof, die schade veroorzaken aan zowel de koraalgastheer als aan het symbiont. De hypothese is dat het koraalbleken wordt veroorzaakt door een beschermend immuunrespons van het gastheerkoraal dat de aangetaste endosymbionten vernietigt. Stijgingen van de temperatuur van het zeeoppervlak van enkele weken met 0,5 °C boven het lokale maximum, kan hierdoor al een snelle koraalverbleking veroorzaken. Massale koraalverbleking werd voor het eerst waargenomen in 1983 als gevolg van de extreem sterke El Niño van 1982-1983. De El Niño in 1982-1983 was nog sterker en was de eerste mondiale koraalverbleking waarvan de effecten overal op tropische locaties zichtbaar waren. Daarna volgde nog drie El Niño's die hetzelfde effect hadden. Deze langdurige perioden van zeer hoge extreme temperaturen brengt dus ernstigste aanhoudende koraalbleking teweeg. De frequentie en intensiteit van koraalverbleking nemen toe sinds het begin van de jaren tachtig en voorspeld wordt dat het in de toekomst alleen maar ernstiger zal worden als gevolg van de aanhoudende wereldwijde klimaatverandering en opwarming. Omdat scleractinische koralen het grootste deel van hun metabolische behoeften uit fotosynthetische koolstof halen die verkregen wordt via endosymbionten van het geslacht *Symbiodinium*, vermindert het verlies van deze algen

door bleken aanzienlijk hun vermogen om aan de belangrijkste metabolische behoeften te voldoen. Als koraalbleken gedurende een periode van een paar weken wordt voortgezet, kan het uiteindelijk tot de sterfte van koralen en zelfs tot de vernietiging van hele ecosystemen van koraalriffen leiden (Coffroth et al. 1990; Eakin et al., 2019; Global coral reef monitoring network GCRMN en Wilkinson, 2000; Heron et al., 2016; Hoegh-Guldberg et al., 2017; Levin et al., 2016; Madigan et al., 2018; Suggett & Smith, 2019; Takahashi et al., 2012).



Figuur 17 Koraalverbleking.

(a) Twee kolonies hersenkoraal *Colpophyllia natans*. Het levende koraal aan de linkerkant bevat endosymbionten en heeft daardoor een bruine kleur. Het dode koraal aan de rechterkant heeft zijn endosymbionten verloren en is volledig gebleekt.

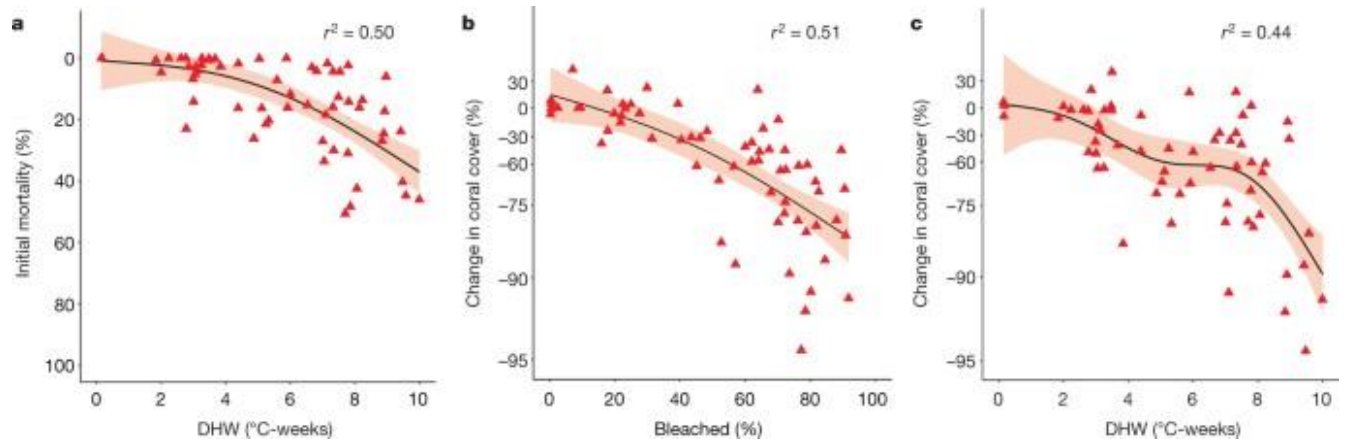
(b) Een kolonie bergkoraal *Orbicella faveolata* dat gedeeltelijk gebleekt is.

Afbeelding overgenomen van Madigan et al., 2018.

3.3.1 Hittestress

Om het effect van hoge temperaturen, ook wel hittestress genoemd, op een warm water koraalrif te verduidelijken, wordt gebruik gemaakt van het onderzoek op het Great Barrier Reef in 2016 van Hughes et al. (2018). Dit onderzoek laat zien dat door een record brekende hittegolf koralen onmiddellijk begonnen te bleken door het verlies van hun symbionten. Dit gebeurde nadat de warmteblootstelling een kritieke drempel van graadverwarmingsweken (DHW) overschreed, namelijk 3-4 °C-weken (figuur 18). De maatstaaf ‘graadverwarmingsweken’ laat zien hoeveel hittestress zich in een gebied heeft opgebouwd in de afgelopen 12 weken door de temperaturen bij elkaar op te tellen die de drempel voor koraalbleking tijdens die periode heeft overschreden. Wanneer de graadverwarmingsweken 4 °C-weken bereikt, is er een grote kans op massale koraalbleking. Na acht maanden zorgde een blootstelling van 6 °C-weken of meer voor een enorme verschuiving in de samenstelling van koraalsoorten door de uiteenlopende reacties op hittestress door verschillende soorten. Na de hittegolf heeft de verandering nog een nasleep (figuur 18b, 18c). Snelgroeibende scleractinische koralen stierven met grootte aantallen waardoor de driedimensionaliteit in 29% van de 3.863 riffen zijn veranderd (figuur 19). Dit heeft

fundamentele langdurige gevolgen voor het functioneren van dit ecosysteem met zijn bewoners (Hughes et al., 2018).



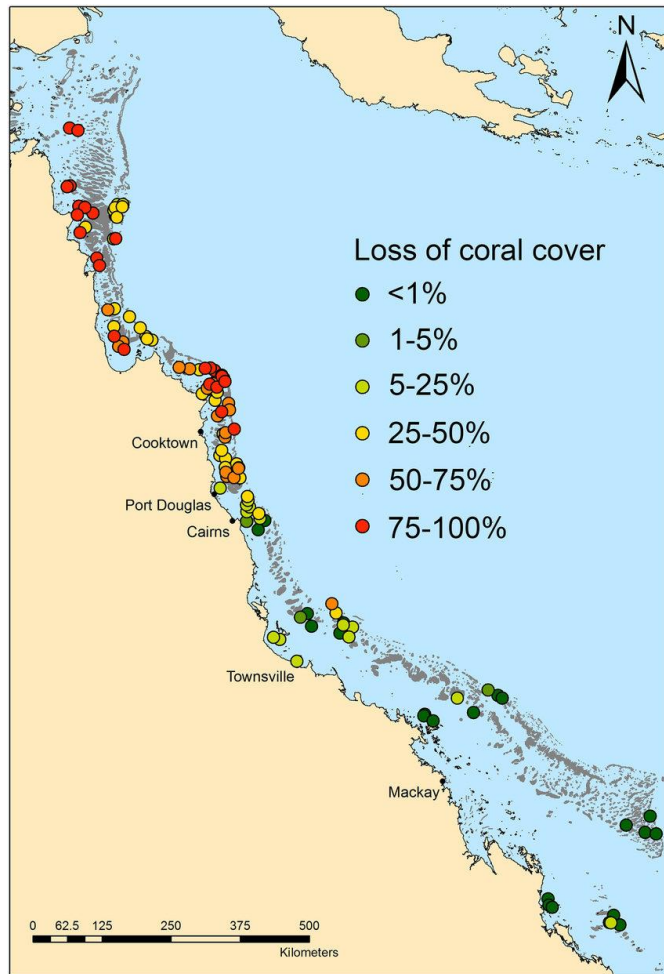
Figuur 18. **De eerste reactie op hittestress en de langere termijn reactie van het koraalholobiont.** De datapunten vertegenwoordigen individuele riffen.

(a) Initiële koraalsterfte gemeten op het hoogtepunt van het bleken, ten opzichte van de warmteblootstelling van het koraalrif.

(b) Verandering op langere termijn in koraalbedekking tussen maart 2016 en november 2016 ten opzichte van de initiële hoeveelheid verbleking.

(c) Verandering op langere termijn in koraalbedekking tussen maart 2016 en november 2016, ten opzichte van de warmteblootstelling.

Afbeelding overgenomen van Hughes et al., 2018.

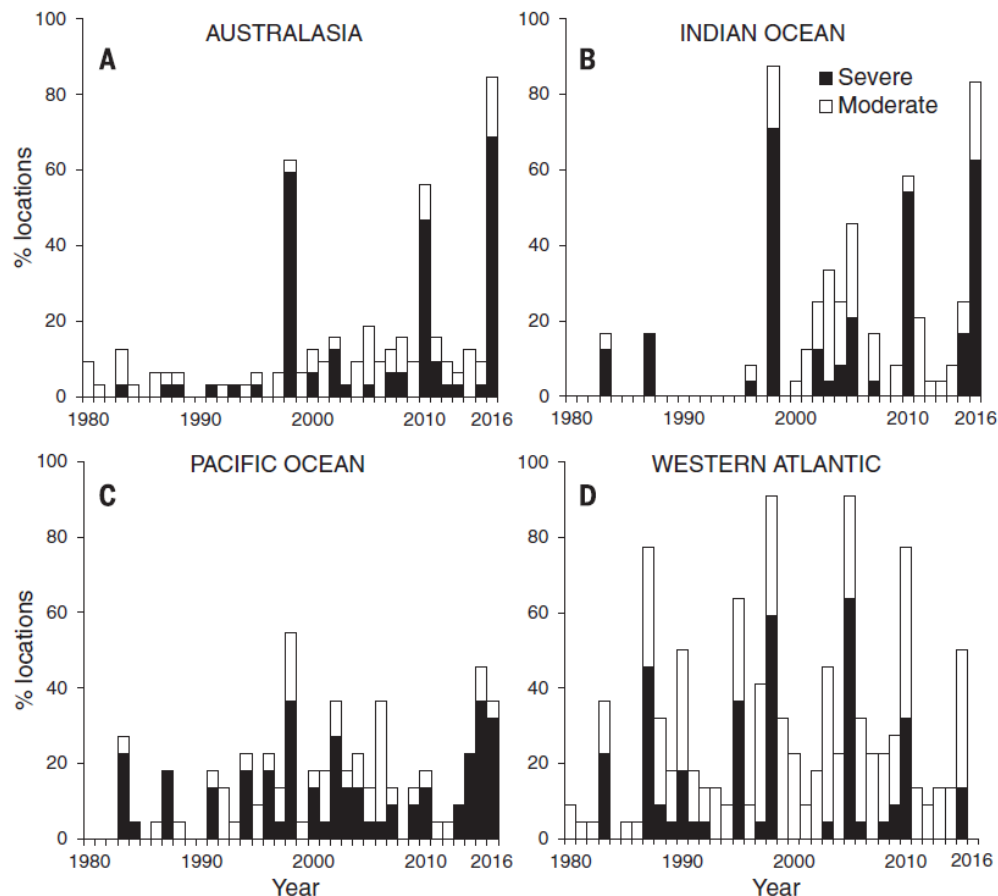


Figuur 19. Het verlies van koraalbedekking langs het Great Barrier Reef in 2016

Het aantal koraal dat verloren is gegaan variëren van 0 (donkergroen) tot 100% (rood).

Afbeelding overgenomen van Hughes et al., 2018.

Sommige riffen verbleken sterk en lijden onder aanzienlijke koraalsterfte, zelfs bij lage hittestress. Andere koraalriffen beschikken over andere soorten en leiden minder doordat ze minder bleken en weer goed herstellen van bleking (figuur 20) (Hughes et al. 2017).



Figuur 20. Variatie in de intensiteit van koraalverbleking van 1980 tot 2016.

De zwarte balken geven het percentage locaties per regio aan dat ernstige bleking heeft ondergaan, waardoor meer dan 30% van de koralen is aangetast. De witte balken geven het percentage locaties per regio aan met matige bleking die minder dan 30% van de koralen heeft getroffen.

(A) Australazië, 32 locaties.

(B) Indische Oceaan, 24 locaties.

(C) Stille Oceaan, 22 locaties).

(D) Westelijke Atlantische Oceaan, 22 locaties.

Afbeelding overgenomen van Hughes et al., 2017.

3.3.2 Het gevolg voor het ecosysteem

Massale koraalverbleking vermindert de energie die beschikbaar is voor koralen, wat leidt tot fysiologische compromissen. Scleractinische koralen scheiden koraalslijm af, dat rijk is aan overtollige koolhydraten, afkomstig van hun symbionten. Dit slijm levert in het ecosysteem voedsel aan vele organismen zoals vissen, weekdieren, wormen en kreeftachtigen. Dit slijm speelt ook een belangrijke rol bij de preventie van pathogenen die aangroeien en andere ziekteverwekkers. De secretie van slijm wordt echter aanzienlijk verminderd in gebleekte koralen doordat hun endosymbionten geen voedingsstoffen meer aanleveren. Dit kan leiden tot een toename van ziekten in het koraalrif en voedseltekorten voor andere dieren. Koraalbleken

kan door het tekort aan voedingsstoffen ook rechtstreeks de groei en reproductie van koralen beïnvloeden. Door een aanzienlijke vermindering van het aantal rif bouwende koralen wordt het hele ecosysteem met uitsterven bedreigt (Hoegh-Guldberg et al., 2017).

Als het koraaldier eenmaal gebleekt is sterft het of kan het nog herstellen. Het vermogen van koralen om te herstellen hangt af van omgevingsfactoren zoals de duur en omvang van de gebeurtenis, de mate van oceananverzuring, de beschikbaarheid van nutriënten in het mariene water en lokale oceanografische omstandigheden zoals stormen en hoge golven. De interactie tussen deze factoren resulteert in een breed scala aan mogelijke uitkomsten binnen en tussen riffen na thermische belasting (Eakin et al. 2019; Hughes et al. 2017).

CONCLUSIE

Scleractinische koralen met endosymbiotisch *Symbiodinium* zijn de dominante soort van tropische koraalriffen. Deze koraalriffen vormen de habitat voor ongeveer 25% van de mariene soorten op Aarde. De biologische diversiteit van deze warm water koraalriffen wordt geschat op ongeveer 1-9 miljoen soorten, die in en rond de koraalriffen leven. Ook voor de mens zijn koraalriffen van groot belang voor voedsel, toerisme en voor de economie. Deze ecosystemen bestaan ongeveer 240 miljoen jaar maar de laatste twee tot drie decennia is achteruitgang van veel koraalrifsystemen over de hele wereld waargenomen. Het voortbestaan van deze riffen wordt bedreigd door de klimaatverandering, veroorzaakt door antropogene activiteiten, waarbij het versterkte broeikaseffect zorgt voor opwarming en verzuring van de oceanen (Blackall et al., 2015; Heron et al., 2016; Hoegh-Guldberg et al., 2017; Madigan et al., 2018). Het resultaat is thermische stress, dat kan leiden tot afbraak van de symbiose tussen koraal en de algen, die essentieel is voor het functioneren van koraalriffen (Heron et al., 2016; Lough et al., 2018).

In deze literatuurstudie is onderzocht wat het versterkte broeikaseffect precies is en welke invloed het heeft op koraal met endosymbiotisch *Symbiodinium*. De doelstelling van dit onderzoek is dan ook om te achterhalen welk het effect het versterkte broeikaseffect heeft op koralen die in symbiose leven met *Symbiodinium*. Daarbij is de volgende onderzoeksvraag opgesteld:

Wat is het effect van het versterkte broeikaseffect op de populatiegrootte van koralen met symbiotisch *Symbiodinium*?

Antropogene activiteiten met betrekking tot industrie en landbouw hebben, vooral door het verbranden van fossiele brandstoffen, ervoor gezorgd dat er meer van de broeikasgassen, koolstofdioxide, methaan en distikstofoxide, in de atmosfeer aanwezig zijn. Dit versterkt het broeikaseffect waardoor er meer warmte van zonnestraling wordt vastgehouden en stijgt de temperatuur op Aarde en in de oceanen. Oceanen worden hierdoor warmer en er verdampt meer water waardoor de concentratie waterdamp in de atmosfeer toeneemt. Waterdamp is ook een broeikasgas en het versterkt het effect van andere broeikasgassen, waardoor een vicieuze cirkel ontstaat. Mensen kunnen de hoeveelheid waterdamp in de atmosfeer niet zelf laten afnemen, wel kan er iets gedaan worden aan het gehalte andere broeikasgassen waardoor er uiteindelijk minder water zal verdampen (Campbell et al., 2018; KNMI, z.d.; Madigan et al., 2018; Milieu Centraal, z.d.).

Het grootste deel van de toegevoegde energie van zonnestraling op Aarde wordt geabsorbeerd door de oceanen. Als gevolg hiervan is de gemiddelde temperatuur van de bovenste lagen van de oceaan in de afgelopen 100 jaar met 0,6 °C gestegen (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). Naast de watertemperatuur verandert ook de oceaanchemie als gevolg van de toenemende hoeveelheden antropogeen atmosferische koolstofdioxide die de oceaan binnenkomt, waardoor het koraalskelet

minder aantrekkelijk wordt voor zijn endosymbionten (Hoegh-Guldberg et al., 2017; IPCC & Bindoff et al., 2019).

Door de opname van de koolstofdioxide uit de atmosfeer neemt de pH van het water af en wordt het verzuurd. Meerdere onderzoeken wijzen uit dat de snelheid van de opname van atmosferische koolstofdioxide in oceanen de afgelopen twee decennia is blijven toenemen als reactie op de toenemende concentratie van koolstofdioxide in de atmosfeer. Deze veranderingen in pH hebben de stabiliteit van minerale vormen van calciumcarbonaat (CaCO_3), zoals aragoniet, verminderd. Een vermindering heeft effect op mariene organismen, zoals koralen die carbonaat gebruiken om hun kalkhoudende structuren op te bouwen (Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010; Hoegh-Guldberg et al., 2017; IPCC & Bindoff et al., 2019). Dit betekent dat, als gevolg van verzuring van oceanen, de skeletdichtheid van koralen afneemt en de gevoeligheid van koraalriffen en het bijbehorende ecosysteem voor afbrokkeling, bio-erosie en (storm)schade wordt vergroot (Mollica et al. in 2018).

Daarnaast is door klimaatverandering ook de voortplanting in gevaar. Rif vormende koralen kunnen zich ongeslachtelijk of geslachtelijk voortplanten. Geslachtelijke voortplanting geschiedt veelal door synchroon paaien door gelijktijdig gameten in het mariene water vrij te laten. Aangenomen wordt dat koralen paaien als de omstandigheden gunstig zijn voor bevruchting en overleving en vestiging van larven, zoals de watertemperatuur (Foster & Gilmour, 2018). Veranderingen in watertemperatuur kunnen werken als directe signalen voor reproductieve cycli en de voortplanting synchroniseren. Onderzoeken wijzen uit dat geslachtelijke voortplantingsprocessen van koraaldieren zeer gevoelig is voor een breed scala aan natuurlijke en antropogene stressfactoren die vruchtbaarheid en het reproductieve succes verminderen (Harrison, 2010).

Scleractinische koralen, die behoren tot de neteldieren, zijn sessiele dieren die in symbiose leven met dinoflagellate micro-algen (zoöxanthellen) van het geslacht *Symbiodinium* en zijn wereldwijd de belangrijkste bouwers van de tropische ondiepe koraalriffen (Blackall et al., 2015; Drake et al., 2019; Heenan et al., 2016; Campbell et al., 2018). Het koraalskelet is voor de alg aantrekkelijk omdat het een efficiënte licht verzamelende structuur heeft waardoor het goed zonlicht kan opvangen. De mutualistische symbiose tussen *Symbiodinium* en koraaldieren is gebaseerd op wederzijdse exploitatie van nutriënten. Waarbij koralen onderdak en anorganische voedingsstoffen, waaronder koolstof, bieden aan deze algen. *Symbiodinium* voorziet de koraalgastheer van glucose, die het koraal tot 95% van zijn energiebehoefte kan voorzien. Dit mutualisme heeft het mogelijk gemaakt dat koraalriffen zich hebben ontwikkeld tot grote ecosystemen in voedselarme mariene wateren (Davy et al., 2012; Levin et al., 2016; Madigan et al., 2018).

Door de symbiose met *Symbiodinium* hebben koralen kleur. Onderzoek laat zien dat door een record brekende hittegolf koralen onmiddellijk kunnen gaan bleken door het verlies van hun symbionten (Hughes et al., 2017). Extreem hoge temperaturen veroorzaken stress bij *Symbiodinium*-algen en vertragen essentiële enzymen zoals RuBisCo waardoor de fotosynthetische mechanisme van deze endosymbionten wordt aangetast. Dit resulteert in een overmatige productie van reactieve zuurstofsoorten (ROS) wat schade veroorzaakt aan de koraalgastheer. Onderzoeken suggereren dat het koraalbleken wordt veroorzaakt door een beschermend immuunrespons van het gastheerkoraal dat de aangetaste endosymbionten vernietigt waardoor het onderliggende witte kalksteenskelet zichtbaar wordt. Stijgingen van de temperatuur van het zeeoppervlak van enkele weken van 0,5 °C boven het lokale maximum, kan hierdoor al een snelle koraalverbleking veroorzaken. Omdat scleractinische koralen het grootste deel van hun metabolische behoeften uit fotosynthetische koolstof halen die verkregen wordt via endosymbionten van het geslacht *Symbiodinium*, vermindert het verlies van deze algen door bleken aanzienlijk hun vermogen om aan de belangrijkste metabolische behoeften te voldoen. Bovendien kan het geen voedselrijk koraalslijm meer uitscheiden dat ten goede komt aan vele organismen in dit ecosysteem. Als koraalbleken gedurende een periode van een paar weken wordt voortgezet, kan het uiteindelijk tot de sterfte van koralen en zelfs tot de vernietiging van hele ecosystemen van koraalriffen leiden (Coffroth et al. 1990; Eakin et al., 2019; Global coral reef monitoring network GCRMN en Wilkinson, 2000; Heron et al., 2016; Hoegh-Guldberg et al., 2017; Levin et al., 2016; Madigan et al., 2018; Suggett & Smith, 2019; Takahashi et al., 2012).

Sinds 1900 is de Aarde met gemiddeld 0,9°C opgewarmd. Gezien de huidige snelheid van het toevoegen van koolstofdioxide en andere broeikasgassen aan de atmosfeer, door antropogene activiteiten voorspellen mondiale modellen een extra stijging van minstens 3°C tegen het einde van de 21e eeuw (Campbell et al., 2018; Fawzy et al., 2020; Madigan et al., 2018; Milieu Centraal, z.d.).

Aangezien koraaldieren honderden jaren kunnen leven, kennen ze een langzame evolutie. De opwarming en verzuring van de oceanen verandert echter in een rap tempo. Tot op heden is er weinig bewijs gevonden dat koraalriffen zich kunnen aanpassen aan snelheden die voldoende zijn om de snelle opwarming en verzuring van oceanen bij te houden waardoor scleractinische koralen en het bijbehorende ecosysteem wereldwijd met uitsterven wordt bedreigd (Hoegh-Guldberg et al., 2017).

DISCUSSIE

Het voortbestaan van scleractinische koraalriffen wordt bedreigd door de klimaatverandering, veroorzaakt door antropogene activiteiten, waarbij het versterkte broeikaseffect zorgt voor opwarming en verzuring van de oceanen (Blackall et al., 2015; Heron et al., 2016; Hoegh-Guldberg et al., 2017; Madigan et al., 2018). Het resultaat is thermische stress, dat kan leiden tot afbraak van de symbiose tussen koraal en de algen, die essentieel is voor het functioneren van koraalriffen (Heron et al., 2016; Lough et al., 2018).

Het aantal vermeende soorten *Symbiodinium* in koralen als geheel, overschrijdt waarschijnlijk de honderd. Elke clade is verschillend in gastheerprevalentie en ecologische dominantie, maar ook op mondiaal, regionaal en lokaal niveau. Bovendien lijkt elke clade te zijn beïnvloed door klimatologische factoren van de afgelopen drie tot vijf miljoen jaar. Aangezien hun rol als endosymbiont van koralen en hun invloed op dit ecosysteem, is het noodzakelijk te onderzoeken en hoe de verschillende soorten *Symbiodinium* kunnen reageren op snelle veranderingen van het klimaat (Blackall et al., 2015; LaJeunesse et al., 2018).

Bovendien zijn nog niet alle fysiologische mechanismen die een rol spelen bij de mutualistische symbiose tussen koraaldieren en *Symbiodinium* bekend. Kennis hiervan vormt een belangrijke basis voor het begrijpen en voorspellen van hoe koralen zullen reageren op omgevingsstoringen zoals oceaanzuurverzuuring en opwarming (Barott et al., 2014).

Als het koraaldier eenmaal gebleekt is sterft het of kan het nog herstellen. Het vermogen van koralen om te herstellen hangt af van omgevingsfactoren zoals de duur en omvang van de gebeurtenis, de mate van oceaanzuurverzuuring, de beschikbaarheid van nutriënten in het mariene water en lokale oceanografische omstandigheden zoals stormen en hoge golven. De interactie tussen deze factoren resulteert in een breed scala aan mogelijke uitkomsten binnen en tussen riffen na thermische belasting en zal nog verder moeten worden onderzocht (Eakin et al. 2019; Hughes et al. 2017).

Koraalriffen hebben naast verzuring en opwarming van de oceaan ook te maken met vele andere omgevingsstressoren, waaronder nutriëntenconcentratie en zeeniveau die een afname in de koraalpopulatie kunnen veroorzaken (Mollica et al. 2018). Ook toeristische activiteiten, het verzamelen van koralen en overbevissing hebben gezorgd voor een afname in de populaties van koralen en vissen in dit belangrijke ecosysteem (Campbell et al., 2018; Madigan et al., 2018). Kustontwikkeling bedreigt ook rifsysteem en draagt bij aan vervuiling door lozing van rioolwater, eutrofiëring door afvoer van voedingsstoffen en overbevissing. Al deze omgevingsveranderingen dragen bij aan een hoge sterfte door ziekte en verlies van koraalstructuur door verminderde verkalking (Madigan et al., 2018). Bovendien spelen herbivore vissen een sleutelrol bij het handhaven van de dominantie van koraal op koraalriffen en worden

deze op grote schaal beïnvloed door antropogene activiteiten zoals vissen. Het begrip van de invloed van alle antropogene activiteiten op het hele ecosysteem van koraalriffen is daarom belangrijk voor het bepalen van strategieën om de achteruitgang en vernietiging tegen te gaan (Heron et al., 2016).

BRONVERMELDING

- Blackall, L. L., Wilson, B., & van Oppen, M. J. H. (2015). Coral-the world's most diverse symbiotic ecosystem. *Molecular Ecology*, 24(21), 5330–5347. <https://doi.org/10.1111/mec.13400>
- Barott, K. L., Venn, A. A., Perez, S. O., Tambutté, S., & Tresguerres, M. (2014). Coral host cells acidify symbiotic algal microenvironment to promote photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(2), 607–612. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413483112>
- Barshis, D. J., Ladner, J. T., Oliver, T. A., Seneca, F. O., Traylor-Knowles, N., & Palumbi, S. R. (2013). Genomic basis for coral resilience to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(4), 1387–1392. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210224110>
- Campbell, N. A., Cain, M. L., Urry, L. A., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., & Reece, J. B. (2018). *Campbell Biology*, Global Edition (11th ed.). New York, Verenigde staten: Pearson Education, Limited.
- Coffroth M, Lasker H, Oliver J (1990) Coral mortality outside of the eastern Pacific during 1982-83: relationship to El Niño. In: Glynn P (ed) *Global consequences of the 1982-83 El Nino Southern Oscillation*. Elsevier, Amsterdam, pp 141–177
- Cotter, K., Stransky, L., McGuire, C., & Forgac, M. (2015). Recent Insights into the Structure, Regulation, and Function of the V-ATPases. *Trends in Biochemical Sciences*, 40(10), 611–622. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2015.08.005>
- Davy, S. K., Allemand, D., & Weis, V. M. (2012). Cell Biology of Cnidarian-Dinoflagellate Symbiosis. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 76(2), 229–261. <https://doi.org/10.1128/mmbr.05014-11>
- Drake, J. L., Mass, T., Stolarski, J. I., Von Euw, S., Schootbrugge, B., & Falkowski, P. G. (2019). How corals made rocks through the ages. *Global Change Biology*, 26(1), 31–53. <https://doi.org/10.1111/gcb.14912>
- Eakin, C. M., Sweatman, H. P. A., & Brainard, R. E. (2019). The 2014–2017 global-scale coral bleaching event: insights and impacts. *Coral Reefs*, 38(4), 539–545. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01844-2>

- EPA. (2020, 8 september). *Overview of Greenhouse Gases*. United States Environmental Protection Agency (US EPA). <https://www.epa.gov/ghgemissions/overview-greenhouse-gases#colorbox-hidden>
- Fawzy, S., Osman, A. I., Doran, J., & Rooney, D. W. (2020). Strategies for mitigation of climate change: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 18(6), 2069–2094. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01059-w>
- Fox MD, Carter AL, Edwards CB, Takeshita Y, Johnson MD, Petrovic V, Amir CG, Sala E, Sandin SA, Smith JE (2019) *Limited coral mortality following acute thermal stress and widespread bleaching on Palmyra Atoll, central Pacific Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-019-01796-7>
- Gazeau, F., Quiblier, C., Jansen, J. M., Gattuso, J.-P., Middelburg, J. J., & Heip, C. H. R. (2007). Impact of elevated CO₂ on shellfish calcification. *Geophysical Research Letters*, 34(7). <https://doi.org/10.1029/2006gl028554>
- Global coral reef monitoring network GCRMN., Wilkinson, C. R., Global coral reef monitoring network GCRMN., & Australian Institute of Marine Science. (2000). Status of Coral Reefs of the World. *Australian Institute of Marine Science*. http://oceanearth.org/doc_AIMSRpt00.pdf
- Harrison, P. L. (2010). Sexual Reproduction of Scleractinian Corals. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*, 59–85. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_6
- Heron, S. F., Maynard, J. A., van Hooidonk, R., & Eakin, C. M. (2016). Warming Trends and Bleaching Stress of the World's Coral Reefs 1985–2012. *Scientific Reports*, 6(1). <https://doi.org/10.1038/srep38402>
- Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523–1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E. S., Skirving, W., & Dove, S. (2017). Coral Reef Ecosystems under Climate Change and Ocean Acidification. *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., Babcock, R. C., Beger, M., Bellwood, D. R., Berkelmans, R., Bridge, T. C., Butler, I. R., Byrne, M., Cantin, N. E., Comeau, S., Connolly, S. R., Cumming, G. S., Dalton, S. J., Diaz-Pulido, Wilson, S. K. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373–377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>

Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Dietzel, A., Eakin, C. M., Heron, S. F., Hoey, A. S., Hoogenboom, M. O., Liu, G., McWilliam, M. J., Pears, R. J., Pratchett, M. S., Skirving, W. J., Stella, J. S., & Torda, G. (2018). Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*, 556(7702), 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>

IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change, en Bindoff, N.L., W.W.L. Cheung, J.G. Kairo, J. Arístegui, V.A. Guinder, R. Hallberg, N. Hilmi, N. Jiao, M.S. Karim, L. Levin, S. O'Donoghue, S.R. Purca Cuicapusa, B. Rinkevich, T. Suga, A. Tagliabue, and P. Williamson, 2019: Changing Ocean, Marine Ecosystems, and Dependent Communities. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)]. (2019, 2 januari). Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate. *Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*. <https://www.ipcc.ch/srocc/>

Jones, R., Ricardo, G. F., & Negri, A. P. (2015). Effects of sediments on the reproductive cycle of corals. *Marine Pollution Bulletin*, 100(1), 13–33. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.08.021>

Dienst Klimaatverandering. (2019). Verschillende broeikasgassen. Klimaat | Climat. <https://klimaat.be/klimaatverandering/oorzaken/broeikasgassen>

KMI. (z.d.). *KMI - Atmosfeer*. Het Koninklijk Meteorologisch Instituut van België (KMI). Geraadpleegd op 18 december 2020, van <https://www.meteo.be/nl/info/weerwoorden/atmosfeer#:~:text=De%20aardse%20atmosfeer%20of%20de,CO2%20ongeveer%200%2C03%25>.

KNMI. (z.d.). *KNMI - Broeikasgas waterdamp*. Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut (KNMI). Geraadpleegd op 3 januari 2021, van <https://www.knmi.nl/kennis-en-datacentrum/uitleg/broeikasgaswaterdamp#:~:text=Waterdamp%20neemt%20bijna%20twee%20derde,zijn%20kooldioxide%2C%20methaan%20en%20ozon>.

LaJeunesse, T. C., Parkinson, J. E., Gabrielson, P. W., Jeong, H. J., Reimer, J. D., Voolstra, C. R., & Santos, S. R. (2018). Systematic Revision of Symbiodiniaceae Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts. *Current Biology*, 28(16), 2570-2580. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.008>

Levin, R.A. (2016, 16 juni). Gezond v gebleekt koraal met aan- of afwezig van microscopisch kleine *Symbiodinium*-algen in cirkels weergegeven [Foto]. *Ontrafelen van de genetische geheimen van de Symbiodinium-algen*. <https://www.downtoearth.org.in/news/climate-change/unravelling-the-genetic-secrets-of-the-symbiodinium-algae-54452>

- Levin, R. A., Beltran, V. H., Hill, R., Kjelleberg, S., McDougald, D., Steinberg, P. D., & van Oppen, M. J. H. (2016). Sex, Scavengers, and Chaperones: Transcriptome Secrets of Divergent *Symbiodinium* Thermal Tolerances. *Molecular Biology and Evolution*, 33(9), 2201–2215. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw119>
- Madigan, M. T., Bender, K. S., Buckley, D. H., W.M. Sattley, & Stahl, D. A. (2018). *Brock Biology of Microorganisms*, Global Edition (15th ed.). Harlow, United Kingdom: Pearson Education Limited.
- Milieu Centraal. (z.d.). *Wat is het broeikaseffect?* Geraadpleegd op 8 december 2020, van <https://www.milieucentraal.nl/klimaat-en-aarde/klimaatverandering/wat-is-het-broeikaseffect/>
- Mollica, N. R., Guo, W., Cohen, A. L., Huang, K.-F., Foster, G. L., Donald, H. K., & Solow, A. R. (2018). Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(8), 1754–1759. <https://doi.org/10.1073/pnas.1712806115>
- Scholte, G. A. M. (2006). De stikstofkringloop [Illustratie]. Bioplek.org. <https://www.bioplek.org/animaties/ecologie/stikstof/stikstofkringloop.html>
- Suggett, D. J., & Smith, D. J. (2019). Coral bleaching patterns are the outcome of complex biological and environmental networking. *Global Change Biology*, 26(1), 68–79. <https://doi.org/10.1111/gcb.14871>
- Takahashi, S., Yoshioka-Nishimura, M., Nanba, D., & Badger, M. R. (2012). Thermal Acclimation of the Symbiotic Alga *Symbiodinium* spp. Alleviates Photobleaching under Heat Stress. *Plant Physiology*, 161(1), 477–485. <https://doi.org/10.1104/pp.112.20748>
- Teh, L. S. L., Teh, L. C. L., & Sumaila, U. R. (2013). A Global Estimate of the Number of Coral Reef Fishers. *PLoS ONE*, 8(6), e65397. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065397>
- Tresguerres, M. (2016). Novel and potential physiological roles of vacuolar-type H⁺-ATPase in marine organisms. *The Journal of Experimental Biology*, 219(14), 2088–2097. <https://doi.org/10.1242/jeb.128389>
- Yue, X.-L., & Gao, Q.-X. (2018). Contributions of natural systems and human activity to greenhouse gas emissions. *Advances in Climate Change Research*, 9(4), 243–252. <https://doi.org/10.1016/j.accre.2018.12.003>