

Tuinders in tropische zeeën

Grootforaminiferen uit Indonesië

Willem Renema

Drs. W. Renema. Nationaal Natuurhistorisch Museum. Naturalis. Postbus 9517, 2300 RA Leiden. renema@naturalis.nnm.nl

Nu levende grootforaminiferen in de zeeën van Indonesië worden bestudeerd om een beter inzicht te krijgen in wat zij (ook in fossiele vorm) over hun leefomgeving kunnen vertellen. Deze dieren zijn ware tuinders, die algen houden in speciale kamertjes.

Foraminiferen

Foraminiferen (of forams) zijn over het algemeen kleine, eencellige organismen die in de zee leven. De eerste beschrijvingen van deze diertjes werden gemaakt in de 18de eeuw. De wetenschappers dachten toen dat het heel kleine verwanten waren van de Nautilus. Veel soorten lijken daar ook wel op. De meeste worden niet groter dan 0,25 millimeter. Ze zijn opgebouwd uit allemaal aan elkaar geplakte kamertjes. Vele zijn in een spiraal gewonden (net als de Nautilus), maar ze kunnen er ook uitzien als druiventrosjes, rechte stengels of pingpong-balletjes. Ze verzamelen voedsel door lange tentakels (pseudopodia) te vormen en daarmee prooien te vangen. Meestal wordt er onderscheid gemaakt tussen twee belangrijke groepen, op basis van hun leefwijze. De eerste groep leeft zwevend in de waterkolom in diepere zeeën en oceanen. Dit zijn de planktonische foraminiferen. Deze groep bevat soorten die vaak over een groot gebied voorkomen

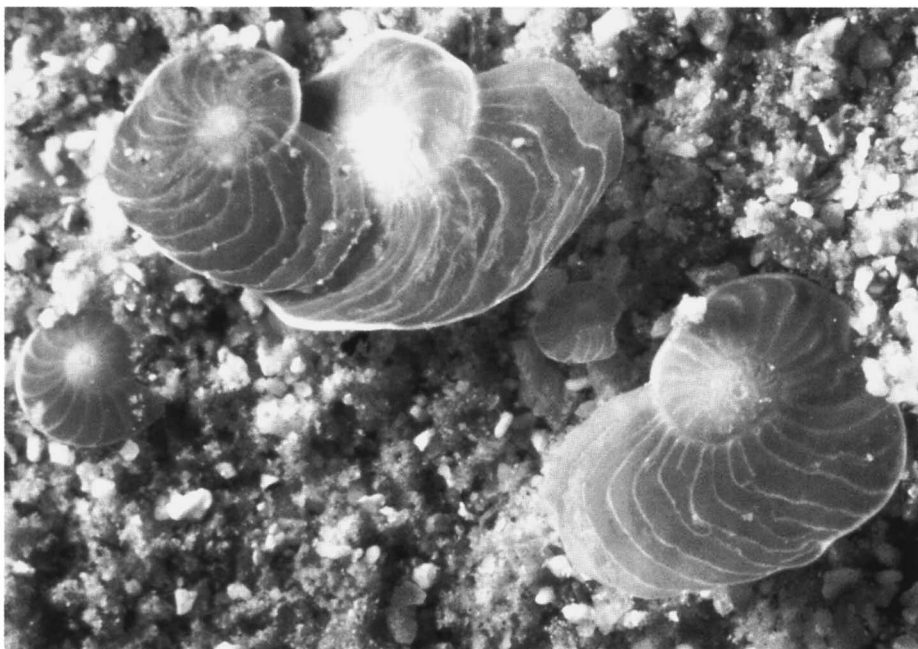
en redelijk snel evolueren. Ze zijn daarom dus erg geschikt voor het bepalen van de ouderdom van afzettingen waarin ze gevonden worden. De tweede groep leeft op de bodem van de zee; dit zijn de benthische foraminiferen. Deze groep heeft een heel diverse manier van leven en voedsel verzamelen. In heel voedselarme gebieden, bijvoorbeeld op de bodem van de oceaan, leven soorten die gespecialiseerd zijn in het zo snel mogelijk opvangen van voedsel. Dit voedsel ontstaat net na periodes waarin er veel algen in het oppervlaktewater leven. De afgestorven algen zinken massaal naar de bodem. Deze foraminiferen zijn dan in staat om heel snel te groeien en zich dan voort te planten. Hierna blijven ze weer wachten totdat er weer een heleboel voedsel aanwezig is. In voedselrijkere gebieden is het voedsel niet alleen in de bovenste laag van het sediment aanwezig, maar wordt het ook begraven. Hier leven forams die zich met hun pseudopodiën door het sediment voortbewegen. Iedere levenswijze van de benthische

foraminiferen is herkenbaar in hun vorm. Zij lenen zich er dus erg goed voor om te zien wat de omstandigheden waren toen de afzettingen werden gevormd.

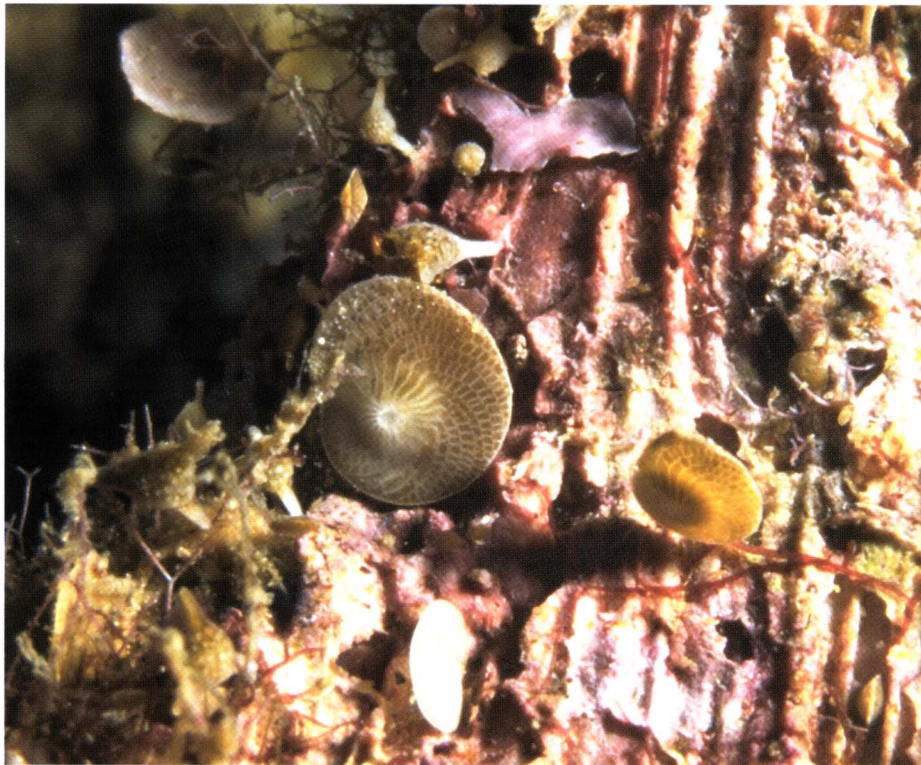
Foraminiferen zijn voor paleontologen interessant omdat veel soorten een uitwendig skeletje bouwen van kalk, bijeengeplakt sediment of organisch materiaal. Vooral de soorten met een kalkig skelet hebben een grote kans om bewaard te blijven. De oudst bekende foraminifeer is gevonden in het Cambrium, en sinds die tijd hebben ze zich sterk uitgebreid. Er zijn inmiddels ongeveer veertigduizend soorten beschreven, geplaatst in 12 subordes en 296 families. Het vervolg van dit stuk zal zich beperken tot een groep die in een heel specifiek milieu leeft, namelijk dat van ondiepe tropische zeeën.

Wat is er bijzonder aan ondiepe tropische zeeën en hun bewoners?

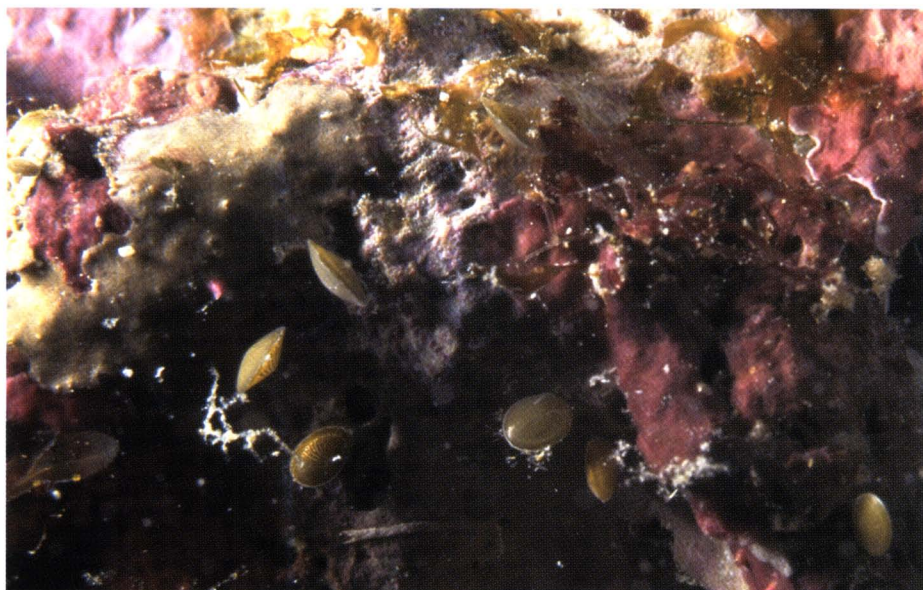
Tropische zeeën worden vooral geassocieerd met koraalriffen. Dit zijn gebieden met een zeer rijke fauna met kleurrijke vissen, koralen, sponzen en wat al niet meer. Meestal weet men niet dat deze enorme diversiteit en hoge productie het best ontwikkeld zijn in zeer voedselarme gebieden. Dit lijkt een paradox. Hoe is het mogelijk dat in een gebied met zo'n laag voedselaanbod toch zo'n grote productie en diversiteit gehaald worden? Het antwoord is eenvoudig. Voedselarme gebieden vertonen meestal erg weinig verschil in voedselaanbod door het jaar heen. Hierdoor hebben de dieren die er kunnen leven zich optimaal kunnen aanpassen aan het hergebruiken van het beschikbare voedsel. Hierdoor kunnen er lange voedselketens ontstaan, wat een hoge diversiteit oplevert. Het water in voedselarme gebieden is erg helder, waardoor er licht beschikbaar is tot soms wel meer dan 100 meter diepte. Door samen te leven met algen (symbiose), die dit licht door fotosynthese kunnen omzetten in energie, wordt de productie erg vergroot.



Afb. 1. *Operculina ammonoides* op zandig substraat. Ze staan een beetje scheef om optimaal zonlicht te kunnen vangen.



Afb. 2. *Heterostegina depressa*, levend vastzittend aan brokken dood koraal.



Afb. 3. *Amphistegina radiata*, een soort die zeer verwant is met *A. lobifera*. Ook *A. lobifera* leeft vaak op dode brokken koraal, al dan niet overkorst met kalkalgen.

Grootforaminiferen

In dergelijke gebieden leeft een zeer bijzondere groep foraminiferen, die over het algemeen grootforaminiferen of grootforams worden genoemd. Deze worden gekenmerkt door - hoe kan het ook anders - hun grootte. De grootste recente soort is maximaal 12 cm in doorsnee, maar uit de fossiele overlevering zijn er soorten van zo'n 15-20 cm bekend. Dit zijn de grootste vrijlevende eencelligen die bekend zijn. Op dit ogenblik komen er grootforams in twee subordes voor, maar uit de

geologische geschiedenis zijn nog tenminste twee andere subordes bekend waarvan sommige leden erg groot werden.

Bij constante omstandigheden kunnen deze foraminiferen rustig groot worden.

Dat grootforams zo groot kunnen worden is een aanpassing aan het leven in gebieden met zeer constante omstandigheden. Foraminiferen planten zich zowel ongeslachtelijk als geslachtelijk voort. Bij ongeslachtelijke voortplanting is het aantal nakomelingen afhan-

kelijk van de grootte van de ouder. Hoe groter de ouder, hoe groter het aantal nakomelingen. Daarnaast is sterfte sterk gerelateerd aan de grootte. Als je bij je geboorte maar half zo groot bent als je broertje, heb je bijvoorbeeld 75% minder kans volwassen te worden. Het levert dus veel meer zich voortplantende nakomelingen op als je grote kinderen voortbrengt. Om veel grote nakomelingen te produceren moet de ouder ook erg groot worden. Dit kan alleen als de sterfte erg laag is onder grotere individuen. Bij geslachtelijke voortplanting daarentegen worden heel kleine gameten gevormd door de ongeslachtelijke generatie. Hier geldt gewoon de wet van de grote aantallen: als je heel veel kinderen krijgt, overleeft er vanzelf wel één.

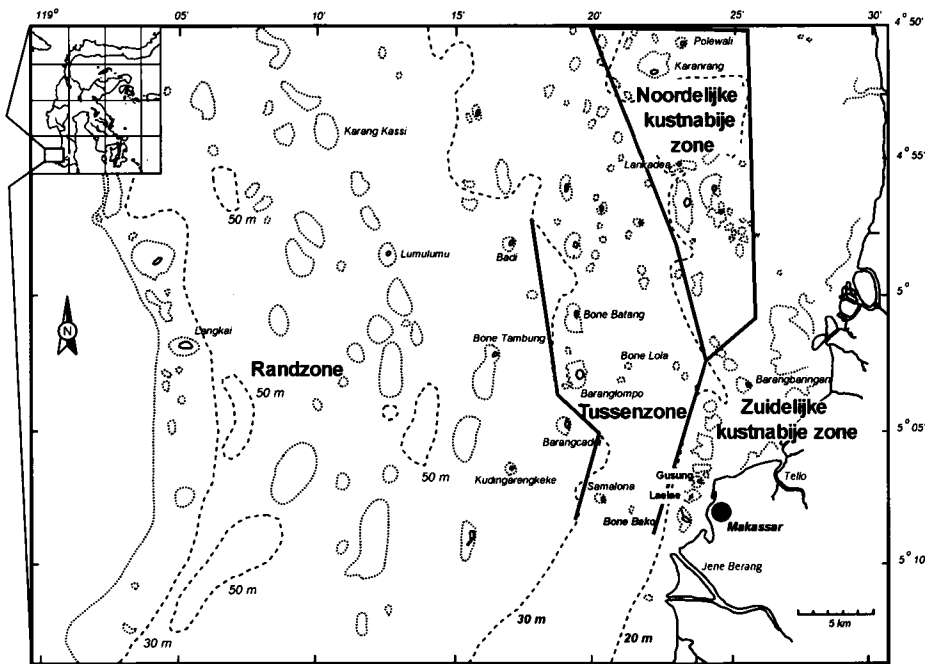
Eencellig maar niet eenvoudig

Ook al is het water nog zo helder, de hoeveelheid licht neemt af met de diepte. Om optimaal gebruik te kunnen maken van het nog aanwezige licht moeten de forams een zo groot mogelijk oppervlak hebben. De grootste recente soort, *Cycloclypeus carpenteri*, wordt dan wel 13 cm groot maar is flinterdun. Dit brengt ons tot het eerste probleem van zulke grote soorten. De schaal moet sterk genoeg zijn om niet bij het minste of geringste te breken. Om dit breken te voorkomen worden er pilaartjes gevormd in de schaal. Behalve het vergroten van de stevigheid van de schaal hebben deze pilaartjes nog een bijkomend voordeel. Ze worden namelijk zo gevormd dat ze als een lensje werken en het licht bundelen op de plek waar de symbionten (de algen) zitten.

Optimaal voordeel van de symbionten hebben de grootforams dus als ze precies kunnen bepalen waar de symbionten zich in de schaal bevinden. De meest gespecialiseerde vormen hebben dan ook tussenschotjes in de kamers, die kleine hokjes vormen. Hierboven bevinden zich de eerder genoemde pilaartjes. Dit heeft wel wat weg van daglichtlampen in de kas van een tuinder. Op deze manier kunnen de grootforams zo tuinieren dat ze optimaal profijt hebben van de symbionten.

Symbionthoudende foraminiferen leven niet alleen in heel diep water maar ook in ondiep water, waaraan ze zich op een heel andere manier moeten aanpassen. In ondiep water is de lichtintensiteit erg hoog en kunnen golven de forams makkelijk breken. Hier zal je dus geen heel grote platte soorten aantreffen, maar juist steviger, robuuste soorten.

De grootste diversiteit aan grootforams komt voor in zeer voedselarme, stabiele milieus. Tegenwoordig zijn dat gebieden die grenzen aan oceanen zonder dat er rivieren in de buurt zijn. Voorbeelden hiervan zijn de zeeën bij Japan, het Groot Barrièrerif en atollen



Afb. 4. Kaartje van de Spermonde Archipel met daarin de zonering aangegeven.

in de Stille Oceaan. In andere gebieden zijn de omstandigheden minder optimaal, maar nog wel zo dat er grootforams voor kunnen komen. Kustnabije gebieden waar rivieren uitmonden in zee, bijvoorbeeld.

Dergelijke omstandigheden komen voor langs de kusten van de eilanden in de Indonesische en Filipijnse archipel. Als je naar de gezamenlijke oppervlakte van deze gebieden kijkt, zie je dat het oppervlakte van deze sub-optimale gebieden veel groter is, en zich vaker in dalingsgebieden bevindt. De kans dat je ooit een dergelijke afzetting terugvindt, is dus veel groter.

Waarschijnlijk geldt dit voor het hele Kenozoïcum.

Hoe verschilt een tropische kustzee van een zeer voedsel-arme zee?

Kustzeen verschillen in een aantal, voor grootforaminiferen relevante, aspecten van de omstandigheden zoals die hierboven beschreven zijn. Ten eerste komt er een heleboel klei en zand van het land met de rivier in zee. Hierdoor neemt de helderheid van het water af en neemt het beschikbare biotoop voor symbionthoudende foraminiferen af. Dit effect wordt versterkt doordat er voedsel in het rivierwater zit voor allerlei zwevende diertjes en algen.

In de Spermonde Archipel is de fotische zone (de zone waarin licht doordringt) maximaal 40 m, tegen meer dan 100 m in Japan. Daarnaast is de hoeveelheid water (en daarmee de hoeveelheid klei, zand en voedsel) over het algemeen niet constant over het jaar, maar gebonden aan seizoenen. In de Spermonde valt de regen vooral in november tot en met februari, terwijl

het in de rest van het jaar bijna droog is.

Het houden van symbionten heeft enkele nadelen. Eén hiervan is dat bij het ontbreken van licht de hoeveelheid voedsel die nodig is om in leven te blijven veel groter is dan voor een foram van dezelfde grootte zonder symbionten. Dit komt omdat de foram niet alleen zichzelf moet onderhouden, maar ook de symbionten.

Experimenten in het laboratorium met grootforaminiferen in het donker laten zien dat symbionthoudende forams na maximaal acht weken allemaal dood zijn.

Een deel van het onderzoek dat ik in Naturalis doe houdt zich bezig met de vraag wat het effect is van een rivier op de symbionthoudende foraminiferen in een tropische kustzee.

De Spermonde Archipel en zijn foraminiferen

De Spermonde Archipel bevindt zich in een ondiepe kustzee ten westen van Makassar (Ujung Pandang) op Zuidwest-Sulawesi (zie kaartje). Het gebied bestaat uit koraaleilanden en ondieptes op variabele afstand van de kust. Gedurende een veldwerkperiode in augustus-november zijn er rond 14 eilanden monstertransecten genomen. Ieder transect bestaat uit monsters, genomen op intervallen van 3 m aan de zeekant (loefzijde) en de kustkant (lijzijde) van het eiland. In al deze monsters komen in totaal 21 soorten grootforaminiferen voor. Sommige hiervan leven op hard substraat, andere op zacht substraat en sommige hebben geen voorkeur.

De eilanden zijn verdeeld in vier groepen (afb. 4) op grond van de maximale diepte in de zone en de afstand tot de

kust. De zuidelijke kustnabije zone (ZKZ) bevat drie eilanden die binnen 4 km van de kust liggen en het is er ondieper dan 20 m. De noordelijke kustnabije zone (NKZ) ligt ook binnen deze 20 m dieptelijn, maar op een grotere afstand van de kust (met drie riffen). De tussenzone (TZ) ligt tussen de dieptelijnen van 20 m en 30 m (met vier riffen), terwijl de randzone (RZ) de rest van de archipel omvat (met vier riffen). De belangrijkste parameter die verschilt, is de invloed van de rivier en het daaraan gerelateerde dieper worden van de fotische zone. In de ZKZ is het nutriënten-niveau bijna drie keer zo hoog als in de overige zones, en bevat het sediment klei die van het land afkomstig is. De golfenergie is het sterkst in de randzone en is veel minder sterk in de beide kustnabije zones.

Ik zal van drie soorten de verspreiding bespreken: *Operculina ammonoides* (afb.1), *Heterostegina depressa* (afb. 2) en *Amphistegina lobifera*.

O. ammonoides is een soort die op zandige bodems onderaan het rif ('reefbase') leeft. Van een groep soorten die specifiek in dit milieu leeft, is *O. ammonoides* de algemeenste en opvallendste. Op sommige plaatsen komt deze soort, die toch 5 mm groot kan worden, voor in dichtheden van meer dan 4 per cm². In afb. 4 staat de verspreiding van deze soort in de Spermonde Archipel afgebeeld.

Opvallend is de afwezigheid in ZKZ, terwijl hij in de andere drie zones geleidelijk dieper voorkomt.

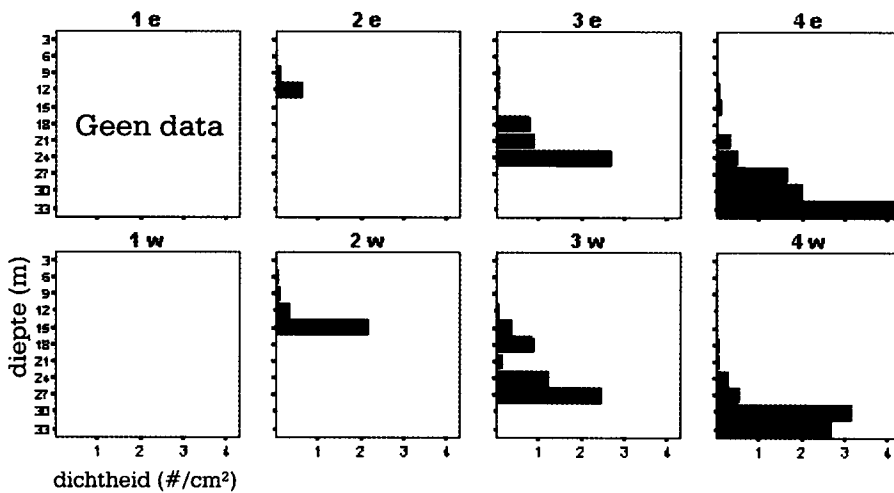
H. depressa is de opvallendste soort uit de groep die op middelmatige diepte op de rifhellingen leeft aan de zeezijde van de riffen. Hier leeft *H. depressa* vastzittend aan harde substraten, zoals brokken dood koraal. *H. depressa* komt voor in alle zones maar is in ZKZ op slechts één rif aangetroffen. Verder zie je ook bij deze soort dat hij steeds dieper voorkomt als je van NKZ naar TZ en RZ gaat.

A. lobifera is een soort die je op zand, dode koraalbrokken en bijvoorbeeld algen aan kan treffen, zo lang het er maar erg ondiep is. De maximale diepte neemt wel iets toe, maar de hoogste dichtheden worden in het ondiepste monster aangetroffen. Verder verschillen de dichtheden in dit ondiepste monster niet zo erg tussen de verschillende zones.

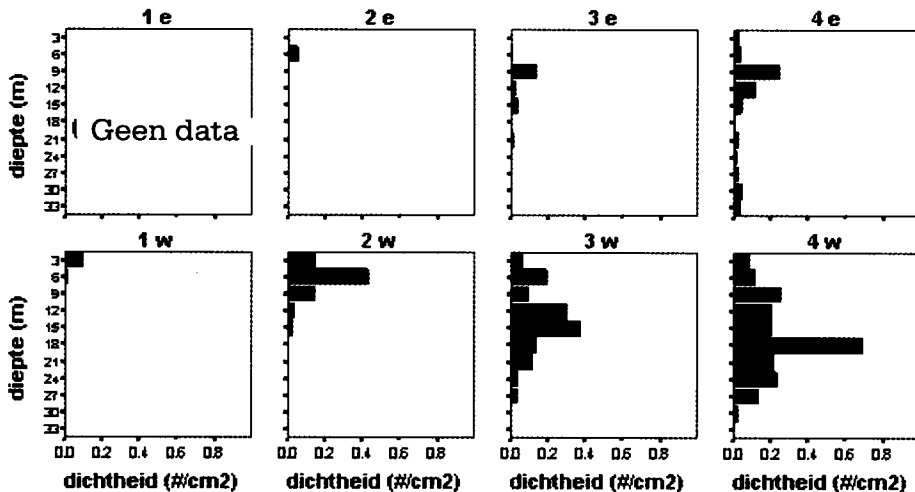
Geologische relevantie

Het onderzoek aan nog levende foraminiferen wordt uitgevoerd aan de afdeling paleontologie en dus rijst al snel de vraag: 'Wat kunnen we hier nu mee als we naar fossiele situaties gaan kijken?'. De meeste studies naar recente grootforaminiferen vonden plaats in optimale omstandigheden. Al eerder schreef ik dat het waarschijnlijk is, dat je fossiel juist de sub-optimale gebieden terugvindt. Om het heden te

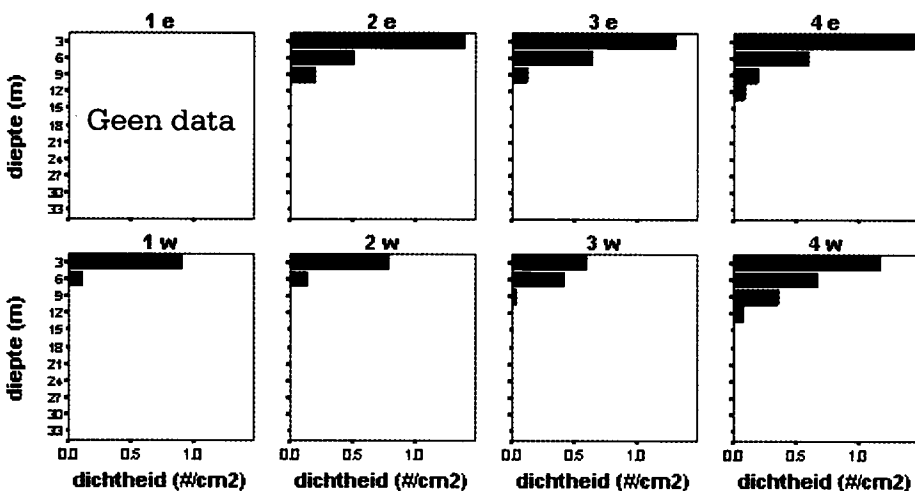
O. ammonoides



H. depressa



A. lobifera



kunnen gebruiken voor een betere interpretatie van het verleden, moet je dus eerst de sub-optimale gebieden goed begrijpen. Grootforaminiferen zijn in grote delen van Indonesië belangrijke componenten van de afzettingen in het Kenozoïcum. De oorspronkelijke (en nog steeds meest gebruikte) stratigrafische indeling in dit gebied is gebaseerd op het voorkomen van soorten en geslachten van grootforaminiferen. Er is echter erg weinig bekend over de bruikbaarheid van deze soorten voor het reconstrueren van milieu tijdens de periode van afzetting. Enkele eerdere pogingen zijn ondernomen om uit het voorkomen van soorten een diepteschatting af te leiden. Op grond van het werk dat ik heb gedaan in de Spermonde blijkt dit op die manier niet mogelijk. Binnen het gebied verandert de diepte waarop bijvoorbeeld *O. ammonoides* voorkomt al sterk, maar anderen hebben deze soort in hoge dichtheden gevonden op 60-100 m diepte. De samenstelling van de fauna is waarschijnlijk een parameter die wel bruikbaar is voor diepte-reconstructies. Rivieren die uitstromen in zee hebben een directe beperkende invloed op de faunasamenstelling. Verder onderzoek moet nog uitwijzen of andere parameters, zoals vorm, isotopensamenstelling of preservatie, bruikbare aanwijzingen geven voor bijvoorbeeld de diepte.

De afbeeldingen 1, 2 en 3 zijn gefotografeerd door Bert Hoeksema. De andere figuren zijn van Willem Renema.

Afb. 5. Aantal exemplaren per cm² van de grootforaminiferen *O. ammonoides*, *H. depressa* en *A. lobifera*, afgezet tegen de diepte van de bodem waarop ze leven in de vier zones: 1 = zuidelijke kustnabije zone (ZKZ); 2 = noordelijke kustnabije zone (NKZ); 3 = tussenzone (TZ) en 4 = randzone (RZ). Binnen de vier zones wordt onderscheid gemaakt tussen de monsters die aan de zeezijde (w) van de eilandjes liggen en die aan de kustzijde (e) van de eilandjes liggen.