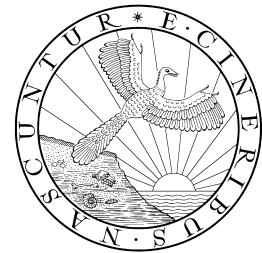


POLSKA AKADEMIA NAUK
INSTYTUT PALEOBIOLOGII
im. Romana Kozłowskiego



Skeletal evidence of zooxanthellate symbiosis in Triassic scleractinian corals

(Świadcstwa symbiozy z zooksantellami w szkieletach triasowych Scleractinia)

Katarzyna Frankowiak

Dissertation for the degree of doctor of geology
prepared at the Institute of Paleobiology of Polish Academy of Sciences
under the supervision of Professor Jarosław Stolarski

Rozprawa doktorska wykonana w Instytucie Paleobiologii Polskiej Akademii Nauk
pod kierunkiem prof. dr hab. Jarosława Stolarskiego

Warszawa 2015

Streszczenie

Symbioza koralowców Scleractinia z bruzdnicami (zooksantellami) jest podstawą sukcesu dzisiejszych raf rozwijających się w oligotroficznych wodach mórz tropikalnych i subtropikalnych. Główne korzyści dla ekosystemu rafy płynące z tej relacji wynikają z recyklingu substancji odżywczych (głównie azotu i fosforu) oraz tworzenia podstawowej struktury rafy (poprzez zwiększoną produkcję węglanowych szkieletów). Wysoka zależność raf od symbiozy pomiędzy koralowcami i bruzdnicami powoduje, że zaburzenia tej relacji oddziałują negatywnie na cały ekosystem np. konsekwencją masowej utraty zooksantelli lub ich pigmentów (ang. coral bleaching) jest śmierć koralowców oraz zniszczenie ekosystemu rafy. To pokazuje jak istotne jest zrozumienie szczegółów symbiozy między koralowcami i zooksantellami, a także odtworzenie jej ewolucji w przeszłości geologicznej. Jednak o ile mechanizmy leżące u podstawy tej relacji są przedmiotem szerokich badań, nadal brak odpowiedzi na pytania kluczowe dla jej ewolucji: czy pojawienie się symbiozy było przyczyną gwałtownej specjacji koralowców Scleractinia oraz bruzdnic z rodziny Symbiodiniaceae? A także, czy ekspansja raf w późnym triasie była efektem szybszego tworzenia szkieletu przez koralowce żyjące w symbiozie z bruzdnicami?

Główną przeszkodą w badaniach symbiozy w stanie kopalnym jest to, że koralowce nie wbudowują w strukturę swojego szkieletu komórek zooksantelli, a zatem obecność symbiontów może być interpretowana jedynie w oparciu o pośrednie świadectwa ich obecności (ang. proxy) takie jak obserwowane dziś cechy aragonitowych szkieletów: (a) morfologia: koralowce zooksantellowe, posiadające endosymbiotyczne glony, tworzą kolonie o dużym stopniu integracji (cerioidalne, meandroidalne i tamnasterioidalne) złożone z małych koralitów (< 5 mm średnicy), natomiast pozbawione symbiontów koralowce azooksantellowe tworzą osobnicze szkielety lub formy o niskim stopniu integracji (faceloidalne) i stosunkowo dużych koralitach. Ponieważ cechy te nie są wyłączne dla danej grupy ekologicznej np. zooksantellowe koralowce *Cynarina lacrymalis* i *Lobactis scutaria* tworzą duże osobnicze szkielety, podczas gdy azooksantellowe *Astroides calycularis* i *Astrangia danae* tworzą zintegrowane kolonie (odpowiednio plokoidalne i cerioidalne), kryterium to jest niejednoznaczne; (b) mikrostruktura: przyjmując, że proces biomineralizacji koralowców zooksantellowych wspierany jest przez cykliczną (dobową) aktywność fotosymbiontów, obecne w szkielecie mikroskalowe warstwy wzrostowe powinny być regularne. Z drugiej strony warstwy wzrostowe w szkieletach koralowców pozbawionych symbiontów, narzucających rytmiczny charakter kalcyfikacji, powinny być nieregularne; (c) skład

biochemiczny: dzisiejsze koralowce zooxantellowe i azooxantellowe charakteryzują się odmiennym składem aminokwasów i cukrów prostych będących pochodną złożonych związków organicznych wbudowywanych w szkielet; (d) skład geochemiczny: szkielety koralowców zooxantellowych oraz koralowców pobawionych symbiontów wykazują odmienne sygnatury izotopowe tlenu, węgla oraz azotu (pierwiastków związanych z metabolizmem bruzdnic).

Zastosowane wymienionych cech szkieletów (poza morfologią) jako wskaźnika symbiozy u kopalnych Scleractinia wymaga zachowania pierwotnej struktury oraz mineralogii szkieletu. Ponieważ aragonit jest niestabilną odmianą polimorficzną węglanu wapnia i łatwo ulega rekrytalizacji do stabilnego kalcytu, zachowanie pierwotnego szkieletu w stanie kopalnym jest niezwykle rzadkie. Niemniej jednak aragonitowe szkielety Scleractinia występują nawet w osadach środkowego triasu.

Celem niniejszej rozprawy jest przetestowanie hipotezy mówiącej o tym, że obecność zooxantelli wpływa na proces biomineralizacji szkieletu Scleractinia, zaś będące świadectwem tego wpływu strukturalne i geochemiczne cechy szkieletu pozwalają wykryć obecność symbiozy z bruzdnicami u koralowców kopalnych. Kluczowe z punktu widzenia ewolucji Scleractinia oraz rozwoju raf koralowych jest określenie czy oraz jaki był udział koralowców zooxantellowych wśród ich wczesnomezozoicznych przedstawicieli. Z tego względu głównym materiałem badawczym były koralowce pochodzące z wapieni dolnego noryku z Anatolii (Turcja). Ze względu na dobry stan zachowania szkieletów (znaczący udział pierwotnej mineralogii), koralowce te są pierwszymi przedstawicielami mezozoicznych Scleractinia, w których związki symbiotyczne z bruzdnicami mogą być badane metodami identycznymi jak u koralowców dzisiejszych. Z uwagi na fakt, że procesy diagenetyczne mogą w znaczący sposób zaburzyć pierwotne sygnatury geochemiczne szkieletów, szczególną uwagę w pracy poświęciłam udokumentowaniu i interpretacji mikroskalowych cech diagenetycznych u triasowych koralowców. Obserwacje te umożliwiły pobieranie materiału szkieletowego do badań np. izotopowych, tak aby był on w jak największym stopniu wolny od produktów procesów wtórnych.

Opis taksonomiczny

W rozdziale pierwszym przedstawiłam opis taksonów rozpoznanych w badanej kolekcji. Spośród opisanych przez Cuifa (1974, 1975a,b, 1976) 30 gatunków koralowców pochodzących z Anatolii, w kolekcji znajdują się 24 gatunki. Część z opisanych w tym

rozdziale koralowców stanowią gatunki dotychczas niespotkane w wapieniach z Anatolii np. *Sichuanophyllia sichuanensis*, *Cuifia marmorea* czy *Alpinoseris* sp. (**Rozdział 1**).

Stan zachowania kopalnych Scleractinia

Szczegółowy opis zmian diagenetycznych oraz ich wpływ na sygnatury geochemiczne szkieletu przedstawiłam na przykładzie koralowca *Pachysolenia cylindrica* (**Rozdział 2**). Podstawowe obserwacje przeprowadzone w mikroskopie optycznym wskazały na obecność w szkielecie *P. cylindrica* jednostek mikrostrukturalnych charakterystycznych dla dzisiejszych Scleractinia: wąskiej strefy szybkiego wzrostu (RAD; rejon określany dawniej jako centra kalcyfikacji) oraz szkieletu pogrubiającego (TD) zbudowanego z włóknistych kryształów aragonitu tworzących główną masę szkieletu. Wykorzystując zestaw różnych technik analitycznych (mikroskopia elektronowa i katodoluminescencyjna, mikroskopia Ramana, spektroskopia dyspersji długości fali oraz spektroskopia z dyspersją energii) wykazałam, że szkielet *P. cylindrica* stanowi mieszaninę heterogenicznie rozmieszczonych pierwotnych i wtórnych cech. Diagenetyczny kalcyt wypełnia całkowicie strefy RAD, natomiast w TD występuje jako kilkumikrometrowe kryształy sąsiadujące z włóknami aragonitu. Wysoka koncentracja strontu w aragonitowych obszarach szkieletu *Pachysolenia* odpowiada wartościom znanym ze szkieletów dzisiejszych Scleractinia i sugeruje jego pierwotny charakter. Ponadto, zawartość i rozmieszczenie siarki (S^{VI}), która u żyjących koralowców związana jest z siarczanowanymi wielocukrami obecnymi w materii organicznej wbudowanej w szkielet, wskazuje na biogeniczne pochodzenie aragonitu. Analiza składu geochemicznego oryginalnego szkieletu *P. cylindrica* (13,8 % kalcytu) oraz szkieletu o zmniejszonej zawartości kalcytu (5,6 %), uzyskanego poprzez separację gęstościową przy użyciu cieczy ciężkich, ujawniła, że szkielet poddany separacji ma wyższy stosunek jonowy Sr^{2+}/Ca^{2+} oraz niższe wartości Mg^{2+}/Ca^{2+} i $\delta^{18}O$ niż szkielet niepoddany separacji. Na podstawie tych wartości pokazano jaki wpływ na rekonstrukcje środowiska kopalnego może mieć nawet niewielka ilość wtórnego kalcytu. Temperatura przypowierzchniowa wody interpretowana na podstawie sygnatur geochemicznych otrzymanych z oryginalnego szkieletu jest o 1,1 do 3,4°C niższa niż temperatura uzyskana z próbki o obniżonej zawartości kalcytu.

Kryterium mikrostrukturalne

Wpływ endosymbiotycznych glonów na proces kalcyfikacji Scleractinia zweryfikowano w oparciu o analizy szkieletów dzisiejszych koralowców zooxantellowych oraz azooxantellowych. Pogłębione obserwacje struktury szkieletu (**Rozdział 3**) pokazały, że warstwy pogrubiające (TD) u koralowców żyjących w symbiozie z bruzdnicami wykazują

regularne (niska wartość współczynnika zmienności) i ciągle w ramach danej jednostki szkieletu przyrosty. Z drugiej strony koralowce pozbawione zooxantelli mają w znacznym stopniu nieregularne (wysoki współczynnik zmienności) i często nieciągłe warstwy wzrostowe. Podział ten wskazuje, że w odróżnieniu od koralowców azooksantellowych, proces biomineralizacji szkieletu koralowców zooxantellowych wspierany jest przez cykliczną fotosyntezę bruzdnic. Jako czynniki odpowiedzialne za regularność przyrostów u koralowców symbiotycznych rozpatruje się między innymi dobowe zmiany w dostawie tlenu produkowanego podczas fotosyntezy, wychwytywaniu przez symbionty fosforanów pochodzących z metabolizmu koralowca oraz ekspresji anhidrazy węglanowej. Mimo, wyjątków takich jak żyjący w płytkich wodach azooksantellowy dendrofyliid *Tubastraea tagusensis* o regularnych przyrostach, czy zamieszkujący głębsze partie wód zooxantellowy agaricid *Leptoseris fragilis* mający nieregularne przyrosty, zdecydowana większość badanych koralowców wpisuje się w podział na koralowce zooxantellowe mające regularne warstwy wzrostowe oraz koralowce azooksantellowe o nieregularnych przyrostach i wskazuje na przydatność tej cechy szkieletu, jako istotnego kryterium oceny obecności symbiozy u Scleractinia.

Kryterium geochemiczne

Analiza składu geochemicznego szkieletów dzisiejszych koralowców (**Rozdział 4**) pokazała, że zgodnie z danymi przedstawionymi przez Stanley i Swart (1995), koralowce azooksantellowe charakteryzują się szerokim zakresem sygnatur izotopowych tlenu ($\delta^{18}\text{O}$) i węgla ($\delta^{13}\text{C}$). Dodatkowo parametry te są skorelowane ($r^2=0,78$). W przypadku koralowców zooxantellowych wartości $\delta^{18}\text{O}$ i $\delta^{13}\text{C}$ są mniej zróżnicowane i nie wykazują korelacji ($r^2=0,28$). W uproszczeniu, korelacja między składem izotopowym tlenu i węgla u gatunków azooksantellowych związana jest z wpływem oddychania, powodującego równoczesne zubożenie w lekkie izotopy rezerwuaru obydwu pierwiastków, z którego następuje kalcyfikacja. Brak korelacji między $\delta^{18}\text{O}$ i $\delta^{13}\text{C}$ u koralowców zooxantellowych tłumaczony jest zmiennym stosunkiem między fotosyntezą, powodującą zubożenie rezerwuaru kalcyfikacji w ^{12}C , a oddychaniem w różnych warunkach życia tych koralów (Swart, 1983).

Koralowce należące do dwóch grup ekologicznych różnią się także składem izotopowym azotu związanego z materią organiczną wbudowaną w szkielet. Gatunki żyjące w symbiozie z bruzdnicami wykazują niższe wartości parametru $\delta^{15}\text{N}$ niż koralowce pozbawione zooxantelli, co jest zgodne z wcześniejszymi badaniami przez zespół Muscatine (2005). Różnice te mogą być związane z różnym pochodzeniem azotu pobieranego przez

korallowce—gatunki symbiotyczne otrzymują od bruzdnic azot zubożony w $\delta^{15}\text{N}$, podczas gdy gatunki asymbiotyczne asymilują cząsteczkowy azot organiczny wzbogacony w $\delta^{15}\text{N}$. Inny zaproponowany scenariusz tłumaczy niższe wartości $\delta^{15}\text{N}$ u koralców zooksantellowych tym, że wydają one znacznie mniej jonów amonowych (NH_4^+) o niskim $\delta^{15}\text{N}$ niż korallowce pozbawione symbiontów (wg. Wang et al. 2015). Przeprowadzone przez mnie obserwacje potwierdzają, że skład izotopowy pierwiastków, biorących udział w procesie fotosyntezy zooksantelli, jest wiarygodnym wskaźnikiem symbiozy.

Świadectwa symbiozy z bruzdnicami u triasowych Scleractinia

Zastosowanie powyższych kryteriów szkieletów do kopalnych koralców z Anatolii (**Rozdział 4**) poprzedziłam oceną ich stanu zachowania. Do analiz wybrałam szkielety o największym udziale pierwotnych cech określonych na podstawie obecności mikrostruktur znanych z dzisiejszych Scleractinia oraz niewielkiej zawartości diagenetycznego kalcytu. Obserwacje strukturalno-geochemicznych cech szkieletów pokazały, że podobnie jak dzisiejsze gatunki zooksantellowe, korallowce z Anatolii mają regularne warstwy przyrostowe oraz niski zakres sygnatur izotopowych tlenu i węgla, między którymi brak korelacji. Ponadto, szkielety te są zubożone w $\delta^{15}\text{N}$. Kryteria te wskazują, że triasowe korallowce z Anatolii żyły w symbiozie z bruzdnicami. W odróżnieniu od dzisiejszych koralców, z których większość wpisuje się w podział na korallowce symbiotyczne o wysokim stopniu integracji szkieletu oraz asymbiotyczne o niskim stopniu integracji szkieletu, triasowe Scleractinia wykazują cechy „zooksantellowe” bez względu na morfologię szkieletu—cechy wskazujące na obecność symbiozy występują zarówno u meandroidalnych koralców (*Meandrovolveia serialis*) jak i u form osobniczych (*Coryphyllia regularis*) i faceloidalnych (*Volzeia* sp.). W związku z tym, że badane rodzaje koralców rozprzestrzenione były w późnotriasowych rafach NW Tetydy, można przypuszczać, że symbioza była dominującym, o ile nie wyłącznym stylem życia w płytkowodnych środowiskach.

Kontekst ekologiczny

Pojawienie się symbiozy w późnym triasie prawdopodobnie związane było z pojawieniem się platform węglanowych, które dostarczyły nowych siedlisk koralców oraz innym organizmom, które ucierpiały w trakcie wymierania na granicy permu i triasu. Przypuszczalnie, podobnie jak dzisiejsze tropikalne rejony wschodniego Pacyfiku (np. Coral Triangle), płytkie wody północno-zachodniej Tetydy były zubożone w substancje odżywcze. Najskuteczniejszą strategią przystosowania do życia w oligotroficznych warunkach dla heterotroficznych koralców było utworzenie symbiotycznej relacji z autotroficznymi

bruzdnicami. Obecność gatunków zooxantellowych w różnych triasowych rodzinach Scleractinia sugeruje, że do powstania symbiozy doszło niezależnie w różnych liniach rozwojowych. Bruzdnice odpowiedzialne były nie tylko za dostarczanie energii oraz recykling substancji odżywczych, ale i za dzienny wzrost tempa kalcyfikacji szkieletu (ang. *light enhanced calcification*). Powstanie tej symbiotycznej relacji z zooxantellami pozwoliło koralowcom Scleractinia na osiągnięcie dominującej pozycji w ekosystemach rafowych oraz utworzenie największych biogenicznych struktur na Ziemi, jakimi są dzisiejsze rafy koralowe.