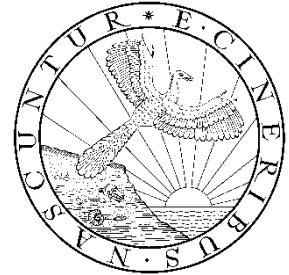


POLSKA AKADEMIA NAUK
INSTYTUT PALEOBIOLOGII
im. Romana Kozłowskiego



Katarzyna Janiszewska

Skeletal development in micrabaciid corals and the origin of Scleractinia

(Rozwój szkieletu koralowców Micrabaciidae a pochodzenie Scleractinia)

Dissertation for the degree of doctor of philosophy in geological sciences
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 2014

Streszczenie

Pochodzenie koralowców sześciopromiennych (Scleractinia) wciąż pozostaje nierozwiązanym problemem, pomimo ponad 200 letniej historii ich badań. Choć zapis kopalny większości Anthozoa rozpoczyna się we wczesnym paleozoiku, szkielety koralowców sześciopromiennych pojawiają się stosunkowo późno, dopiero w środkowym triasie, ok. 240 milionów lat temu. Według jednej z hipotez Scleractinia pochodzą od paleozoicznych koralowców Rugosa. Jej przeciwnicy wskazują jednak na liczącą 14 milionów lat przerwę jaka dzieli ostatnie, permskie wystąpienia Rugosa i pierwsze pojawienie się Scleractinia w triasie, a także odmienny układ przyrastania przegród (seryjny vs cykliczny) oraz mineralogię szkieletu (kalcytową vs aragonitową) u przedstawicieli tych koralowców. Według innej hipotezy, część paleozoicznych koralowców należących do grup spokrewnionych z dzisiejszymi Scleractinia (Hexacorallia) jednak nie tworzących szkieletu (podobnie jak dzisiejsze Corallimorpharia) przetrwała kryzys na granicy perm/trias i, poprzez uzyskanie twardego szkieletu, dała początek triasowym Scleractinia. Tę hipotezę wspierają wyniki badań molekularnych sugerujące paleozoiczne korzenie Scleractinia. Te same analizy wskazują gardineridy i mikrabacidy jako tworzące najstarszą, bazalną grupę Scleractinia, która wyodrębniła się ok. 425 milionów lat temu, zatem długo przed rozdzieleniem dwóch innych linii rozwojowych Scleractinia tj. Robusta i Complexa do których należy większość dzisiejszych przedstawicieli koralowców. Choć mikrabacidy są grupą o potencjalnie kluczowym znaczeniu dla ewolucji Scleractinia, zaskakująco mało było dotąd danych dotyczących ich kopalnych i dzisiejszych przedstawicieli. Z tego względu, szkielet bazalnych koralowców Micrabaciidae stał się przedmiotem szczegółowych badań tej pracy doktorskiej.

Micrabacidy to ahermatypowe (żyjące poza środowiskiem rafowym) osobnicze koralowce zamieszkujące dziś najgłębsze rejony oceanu (do 5000 tys. m). Do rodziny Micrabaciidae należą dzisiejsze *Letepsammia*, *Rhombopsammia* i *Leptopenus*, *Stephanophyllia* (pojawiająca się od miocenu do dziś) i, znana wyłącznie ze stanu kopalnego, *Micrabacia* (kreda-eocen). Cechą, która wyróżnia mikrabacidy są porowate szkielety, z charakterystycznych gwiazdkowatym układem septów oraz naprzemianległym położeniem septów i żeber. Do tej pory przyjmowano, że septa mikrabacidów, wyjątkowo dla koralowców, powstają poprzez bifurkacje (symetryczne rozdzielenie) głównej blaszki septum poprzedniego cyklu. Dotychczasowe interpretacje opierały się jednak wyłącznie na obserwacjach morfologii dorosłych okazów, dlatego pierwszym celem pracy stało się

przedstawienie modelu ontogenezy szkieletu w oparciu o korality w różnych stadiach wzrostu i z zastosowaniem nowszych metod badawczych (**Rozdział 1**).

Analizy serii przekrojów mikrotomograficznych przez szkielety młodocianych mikrabacidów oraz badania w SEM nie potwierdziły tradycyjnej interpretacji ontogenezy septów u tej grupy koralowców. Septa tworzą się w brzeżnej części koralita, pomiędzy septami poprzednich cykli. Ściana w tym miejscu wpukla się, stopniowo unosząc dolną krawędź septum powyżej podstawy koralita. W tym samym czasie po drugiej stronie podstawy formują się żebra - poprzez kolejne bifurkacje dorównują liczbą septom i, wyjątkowo dla Scleractinia, znajdują się w stosunku do nich w naprzemianległym położeniu. Wkrótce po powstaniu septów ich górne krawędzie łączą się z sąsiednimi septami poprzedniego cyklu tworząc charakterystyczny koronkowy wzór, wcześniej interpretowany jako skutek bifurkacji. Podobnie jak u wszystkich Scleractinia, septa mikrabacidów powstają w cyklach, ale w obrębie pojedynczych cykli septa nie pojawiają się jednocześnie lecz według ściśle określonego porządku: cykl rozpoczyna para septów okalających septum poprzedniego cyklu (n-1) sąsiadujące z septum S1. W następnych etapach powstają septa wzdłuż kolejnych (licząc od S1) septów poprzedniego cyklu. Z każdej pary septów pierwsze powstają te, które zajmą przestrzeń pomiędzy starszymi septami (np. septa S5 pomiędzy S4, a S2 powstają przed septami S5 pomiędzy S4 a S3).

W badaniach koralowców obok tradycyjnego opisu morfologii szkieletu coraz większego znaczenia nabierają obserwacje jego mikrostruktury. Analizy mikrostrukturalne okazują się szczególnie przydatne w interpretacjach filogenezy koralowców, dlatego nieznana do tej pory mikrostruktura szkieletu Micrabaciidae stała się przedmiotem przedstawionych w pracy badań (**Rozdział 2**). Różnice pomiędzy głównymi typami mikrostruktur szkieletu Scleractinia rozpatrywano do tej pory w kategoriach (i) odmiennych relacji przestrzennych pomiędzy dwoma podstawowymi regionami mikrostrukturalnymi: strefami szybkiego wzrostu („centrami kalcyfikacji”) i szkieletem pogrubiającym („włóknami”) oraz (ii) odmiennego ułożenia włókien w kolejnych warstwach szkieletu pogrubiającego (prostopadle lub równoległe do stref szybkiego wzrostu). U mikrabacidów, strefy szybkiego wzrostu, podobnie jak u wszystkich Scleractinia, tworzą nakładające się kolejno warstwy o budowie mikrokryształicznej i okalające je wiązki równoległych włókien (ok. 2-10µm długości). Całkowicie natomiast odmienna niż u reszty koralowców jest mikrostruktura ich szkieletu pogrubiającego. Tworzą go wiązki niezwykle cienkich (100-300nm) i krótkich (1-2 µm) włókien. Poszczególne wiązki mają różne orientacje osi krystalograficznych, tworząc w obrębie i na powierzchni septów nieregularny wzór. Inaczej niż u pozostałych Scleractinia, w obrębie szkieletu pogrubiającego mikrabacidów

brak też wyraźnie wyodrębnionych warstw przyrostowych. Te wyjątkowe, właściwe tylko mikrabacidom cechy szkieletu pogrubiającego są ważnym argumentem potwierdzającym użyteczność kryteriów mikrostrukturalnych w badaniach filogenezy Scleractinia. Analogicznie, również akroporidy będące monofiletyczną i najliczniejszą pod względem gatunkowym grupą współczesnych Scleractinia, posiadają unikalną budowę szkieletu pogrubiającego w postaci dachówkowato ułożonych pakietów włókien. Okazuje się zatem, że przynajmniej dla niektórych grup koralowców, to cechy strukturalne szkieletu pogrubiającego mają znaczenie diagnostyczne, a nie jak dotychczas przyjmowano, strefy szybkiego wzrostu. Znacznie zmienia to sposób postrzegania cech mikrostrukturalnych tych części szkieletu, jakie w niektórych modelach wzrostu Scleractinia uznawano dotąd za produkt czysto fizyko-chemicznego strącania węglanu wapnia. Coraz więcej danych wskazuje na to, że koralowce, podobnie jak wiele innych organizmów tworzących mineralne szkielety, poprzez syntezę funkcjonalnych makrocząsteczek organicznych, nadzorują proces biomineralizacji.

Mimo rosnącej liczby dowodów na biologicznie kontrolowaną mineralizację, część badaczy twierdzi, że to środowisko zewnętrzne ma dominujący wpływ na formowanie szkieletu. Za jeden z głównych czynników jaki wpływał na ewolucję i mineralogię organizmów tworzących węglanowe szkielety uznaje się stosunek magnezu do wapnia w wodzie morskiej. Na podstawie składu nieorganicznych cementów i inkluzji w halicie, fanerozoiczną historię Ziemi podzielono na okresy tzw. kalcytowych i aragonitowych mórz. Odmiana polimorficzna węglanu wapnia w szkielecie dominujących w danym okresie organizmów rafotwórczych miała być określana przez stosunek molowy Mg^{2+}/Ca^{2+} w wodzie morskiej, podobnie jak to ma miejsce w warunkach doświadczalnych (przy $Mg^{2+}/Ca^{2+} < 2$ mmol/mol wytrącana jest niskomagnezowa odmiana kalcytu, przy wyższych wartościach $Mg^{2+}/Ca^{2+} > 2$ mmol/mol tworzona jest wysokomagnezowa odmiana kalcytu oraz, zwłaszcza przy wartościach $Mg^{2+}/Ca^{2+} > 4.5$ mmol/mol, aragonit). Badania inkluzji fluidalnych zawartych w halicie pokazały, że w kredowym „kalcytowym morzu” stosunek Mg^{2+}/Ca^{2+} , był niższy niż 2 mmol/mol, a zatem warunki sprzyjały powstawaniu kalcytu. Według niektórych badaczy takie warunki środowiska doprowadziły do zmiany mineralogii szkieletu koralowców, które dziś znajdujemy w postaci kalcytowych skamieniałości.

Sugerowano, że skład wody morskiej mógł decydować także o mineralogii (odmianie polimorficznej $CaCO_3$) nowopowstających kładów w momencie kiedy po raz pierwszy wytworzyły węglanowe szkielety. Mikrabacidy, które w stanie kopalnym pojawiają się właśnie w kredzie, kiedy stosunek magnezu do wapnia był jednym z najniższych w faneroziku, stanowią idealny przykład do testowania powyższych hipotez (**Rozdział 3**).

Większość koralowców w osadach polskiej kredy zachowana jest w postaci ośrodek lub odcisków. Mikrabacidy, nietypowo, znajdowane są jako kalcytowe szkielety. Co więcej, współwystępują z dobrze zachowanymi *Coelosmilia*, uznanymi za pierwotnie kalcytowe Scleractinia. W przeciwieństwie do *Coelosmilia*, u mikrabacidów zamiast pierwotnej mikrostruktury szkieletu widoczne są jednak liczne ślady diagenety, pośrednio świadczące o ich pierwotnie aragonitowej mineralogii. Aragonitową mineralogię kredowych mikrabacidów potwierdziły badania doskonale zachowanych koralowców z formacji Ripley (USA). Górnekredowa *Micrabacia* ma całkowicie aragonitowy szkielet o mikrostrukturze identycznej jak żyjący przedstawiciele rodziny. Dzisiejsze mikrabacidy mają stosunek Mg^{2+}/Ca^{2+} porównywalny z innym głębokowodnymi koralowcami. Co ciekawe, szkielety kredowej *Micrabacia* i mioceńskiej *Stephanophyllia*, reprezentujących znacznie płytsze środowiska i żyjących w odmiennych warunkach wody morskiej wykazują stosunki molowe Mg^{2+}/Ca^{2+} i Sr^{2+}/Ca^{2+} takie same jak u głębokowodnych rodzajów. Sugeruje to, że przynajmniej u tej grupy koralowców Mg^{2+}/Ca^{2+} i Sr^{2+}/Ca^{2+} zdaje się mieć ustabilizowane wartości, niezależne od zmian środowiska i nie może być traktowane jako wiarygodny wskaźnik paleotemperatur. Wbrew wcześniejszym hipotezom, warunki kredowego kalcytowego morza nie wpłynęły na odmianę polimorficzną węglanu wapnia, z którego tworzyły się pierwsze szkielety nowopowstałego kładu mikrabacidów. Aragonitowa mineralogia, taka sama mikrostruktura i koncentracja pierwiastków śladowych u dzisiejszych i kopalnych mikrabacidów sugeruje, że mimo znaczących zmian chemizmu wody morskiej przez ostatnie 100 milionów lat ich mineralizacja pozostawała pod silną kontrolą organizmu.

W ostatnim rozdziale (**Rozdział 4**) opisano mikrostrukturę neogeńskich (mioceńskich i plioceńskich) *Stephanophyllia*, u których część szkieletu pogrubiającego składa się z długich (20-50 μm) i cienkich (ok. 300-500 nm) równoległych włókien, które nie tworzą wiązek (jak większość Scleractinia) lecz warstwy przypominające strzechę pokrywającą septa. Ta mikrostruktura odróżnia neogeńskie mikrabacidy od pozostałych opisanych dotąd reprezentantów rodziny i pokazuje, że mechanizm biologicznie kontrolowanej mineralizacji u tej grupy jest nieco bardziej różnorodny. Pomimo odmiennej budowy szkieletu neogeńskich *Stephanophyllia*, mikrabacidy pozostają jednak widocznie różne mikrostrukturalnie od pozostałych Scleractinia.

Mimo, że analizy molekularne sugerują bazalną pozycję mikrabacidów w filogenezie Scleractinia, ich zapis kopalny rozpoczyna się dopiero we wczesnej kredzie. Brak paleozoicznych, triasowych lub jurajskich form które posiadałyby podobne do opisanych w pracy cechy mikrostruktury lub ontogenezy szkieletu i które mogłyby być uznane za

przodków Micrabaciidae. Nagłe pojawienie się w stanie kopalnym oraz widoczną na różnych stopniach organizacji szkieletu odrębność mikrabacidów może tłumaczyć migracja posiadających szkielety, głębokowodnych form do płytszych wód lub uzyskanie szkieletu przez grupę miękkościół bazalnych Hexacorallia.